

luc passera

l'organisation sociale des Fourmis

préface de
pierre p. grassé



publié avec le concours du
centre national de la recherche scientifique

bios

université paul sabatier

Privat

Donat Agorh.

IV.87

Fund

54.10
0

l'organisation sociale des Fourmis

Collection dirigée par Raymond Campan

Dans le passé, la science était un domaine réservé à un petit nombre de savants. Aujourd'hui, à travers les nombreux moyens d'information et de vulgarisation, mais aussi par toutes les techniques qu'elle a engendrées, elle pénètre notre vie de tous les jours.

Si ce sont la physique et la chimie qui marquent particulièrement notre existence, l'ère de la biologie est aujourd'hui à nos portes. Elle consacrera l'empire, enfin éclairé, des hommes sur une nature vivante qu'ils utiliseront au mieux de leurs intérêts tout en la respectant. Mais elle devrait également contribuer, en conjonction avec d'autres disciplines, et notamment les sciences humaines, à une meilleure connaissance de l'homme, donc, peut-être, à son bonheur.

La collection **Bios** se propose de révéler à ses lecteurs le développement de nos relations avec le reste du monde vivant, afin de les rendre saisissables non seulement aux professionnels des sciences naturelles, étudiants, enseignants et chercheurs, mais aussi à toute personne manifestant le désir de s'informer afin de mieux suivre, comprendre et participer à une révolution biologique qui ne fait que débiter.

Déjà parus dans la collection :

Raymond Campan, *L'animal et son univers* (Etude dynamique du comportement).

François Bouvier, *L'information génétique* (les concepts de la biologie moderne).

Jean-Yves Gautier, *Socioécologie* (l'animal social et son univers).

Gérard Vaysse, Jean Médioni, *L'emprise des gènes* (et les modulations expérientielles du comportement).

Anthony Dickinson, *L'apprentissage animal* (théories contemporaines).

luc passera

l'organisation sociale des Fourmis

préface de
pierre p. grassé

publié avec le concours du
centre national de la recherche scientifique

bios

université paul sabatier

Privat

Luc Passera est maître-assistant à l'Université
Paul-Sabatier de Toulouse

I.S.B.N. 2-7089-8705-4
© 1984 Editions Privat
14, rue des Arts - 31000 Toulouse

A Florence et Olivier

Les illustrations sont dues au talent et à
l'enthousiasme de Gaston Richard.
Qu'il en soit remercié.

Préface

Réaumur fut le premier Français à écrire un livre sur les Fourmis et leurs mœurs. L'ouvrage ne parut pas de son vivant et sommeilla pendant un siècle et demi dans les archives de l'Académie des Sciences. Il en fut tiré par le myrmécologue américain W.M. Wheeler qui, en 1926, le publia et en donna une traduction en anglais. En 1928 parut une belle édition de l'*Histoire des Fourmis*, préparée par E.L. Bouvier ; on la doit au désintéressement de l'éditeur Paul Lechevalier qui l'imprima à ses frais. Elle constitue le septième volume des *Mémoires sur les Insectes*, œuvre maîtresse de Réaumur.

Les autres traités ou manuels de myrmécologie rédigés en français sont dus à des Suisses. Citons P. Huber : *Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes* (1810), A. Forel : *Le monde social des Fourmis* (1921) qui se recommande par sa richesse en observations et réflexions personnelles.

C'est sûr, la myrmécologie, moins que d'autres domaines de l'entomologie, a retenu l'attention des Français. Toutefois, à aucun moment ils n'ont délaissé l'étude. L'œuvre de Charles Janet si originale et si rigoureuse dans le détail, en apporte la preuve.

Depuis 1950, l'étude des Insectes sociaux s'est généralisée en France où les myrmécologues se comptent par dizaines ; leurs travaux sont parmi les meilleurs qui se publient de par le monde. Luc Passera, après vingt années de patientes études sur les Fourmis, présente un livre qui tient à la fois du traité à l'usage des spécialistes et de l'ouvrage de haute vulgarisation. Écrit en toute simplicité et clarté, on le lit sans effort et avec plaisir. A une époque où écrire en charabia est devenu un titre de gloire, que Luc Passera soit remercié de ne pas être tombé dans cette mode contraire à l'esprit français et à la diffusion de la science.

Depuis l'introduction en biologie des techniques d'analyses chimiques ultrafines, l'éthologie a accompli d'immenses progrès. La « communication » chimique des Fourmis permet de comprendre des comportements qui, naguère, échappaient à nos explications. Le chapitre VIII du livre de Luc Passera donne une excellente vue d'ensemble des acquisitions récentes de notre savoir dans ce domaine.

Sur un autre sujet, les rapports des Fourmis avec leurs ennemis et les espèces étrangères vivant normalement dans la fourmilière, les progrès de nos connaissances ont été considérables et continuent à nous livrer les clés de ce que naguère Maurice Maeterlinck nommait les mystères de la fourmilière.

Cependant, on regrette que ces progrès s'accompagnent du renouveau d'un anthropomorphisme facile, dont le moins que l'on puisse dire est qu'il fait montre d'une naïveté dont Bernardin de Saint-Pierre et Poulton n'ont certes pas le monopole.

L'adaptation des conduites que tiennent les myrmécophiles, l'étrangeté de leurs formes, leur équipement glandulaire concomitant de la production de secreta qui jouent le rôle de stimuli significatifs et aboutissent, au moins dans certains cas, à un réel mimétisme chimique sont autant de problèmes posés à la sagacité des biologistes évolutionnistes. Ils n'ont été expliqués jusqu'ici que par de fragiles mais inconsistantes hypothèses.

Les Insectes sociaux, largement répandus à la surface du Globe, doivent être compris comme les produits d'une évolution qui a débuté, pour certains, il y a plus de

deux cents millions d'années, avant le Trias. Ils se sont modelés au cours des temps, ont acquis des mœurs sociales et constitué des sociétés diversifiées en leur propre sein, organisées en systèmes plus ou moins clos.

L'antiquité et la stabilité de ces communautés animales attestent la permanence de leur ordre intérieur ainsi que leur exacte adaptation au milieu ambiant (sensu lato).

L'évolution a laissé subsister les représentants de groupes archaïques qui dans une certaine mesure pallient le manque de fossiles. Depuis quelques millions d'années, elle s'est ralentie ; les Insectes sociaux englués dans l'Ambre de la Baltique depuis vingt millions d'années diffèrent fort peu des espèces actuelles.

Très tôt, Termites, Guêpes, Abeilles, Fourmis ont évolué indépendamment les uns des autres et d'une façon toujours originale, formant des univers distincts avec, en propre, leurs règles et leur statut social.

Nous possédons la certitude que les lignées d'Insectes sociaux ne dérivent pas directement les unes des autres. Les Termites, isolés depuis le Trias, si l'on en croit Martynov qui fut le maître de la paléontologie des Insectes, n'ont rien à voir avec les Hyménoptères sociaux. Guêpes, Fourmis, Abeilles sont les rameaux de la souche très ancienne d'où est issu l'ordre des Hyménoptères. Chaque lignée a son histoire et ne continue aucune autre. Il ne peut y avoir une phylogénie commune à tous les Insectes sociaux contrairement à ce que disent, à ce qu'écrivent des zoopsychologues insuffisamment informés.

Depuis que fut différencié l'archétype des Fourmis ouvrières, rien de fondamental n'a changé dans le plan d'organisation de cette caste ; mais l'évolution n'a pas cessé d'accroître la diversité de leurs secrets, surtout tégumentaires, et de leurs enzymes. L'ouvrière de Fourmi réalise, miniaturisée au plus haut point, une usine de produits chimiques aussi variés par leur constitution que par les rôles qu'ils assument dans la vie sociale de l'Insecte.

Le lecteur trouvera tout cela exposé avec clarté et simplicité dans l'ouvrage de Luc Passera qui, sagement, a évité les discussions phylogéniques. L'auteur nous introduit dans un univers où rien ne ressemble au nôtre. Chaque grand groupe d'Insectes sociaux a créé le sien : l'Univers des Fourmis est radicalement différent de celui des Termites, mais rappelle par divers traits de son statut social, celui des Abeilles. L'appartenance à un même ordre explique ces analogies (ou peut-être plus exactement ces homologies).

La science-fiction, telle qu'elle se présente dans les romans qui inondent le marché du livre, témoigne d'une imagination indigente comparée aux surprenantes « inventions » des Insectes sociaux. D'ailleurs en matière d'invention biologique, l'Homme s'est toujours trouvé en retard sur le biocosme considéré dans son intégrité.

Luc Passera, fidèle observateur et connaisseur érudit des Fourmis, révèle les arcanes de la fourmilière, domaine de l'ordre d'où toute révolution est bannie et où l'aveugle obéissance est la loi intangible. Seul l'Homme a la passion de la révolte et la faculté de changer de gouvernement. Est-ce un bien ? est-ce un mal ? Libre à chacun d'en juger.

Si les Français ont encore le désir d'apprendre par la lecture, le livre de Luc Passera est assuré du succès et entrera dans la bibliothèque des spécialistes comme dans celle des curieux de la nature. Cette réussite, il la mérite hautement.

Pierre-P. Grassé
de l'Académie des Sciences

Introduction

« Il n'est pas contestable que le succès soit le critérium le plus général de la supériorité... Par succès, il faut entendre, quand il s'agit de l'être vivant, une aptitude à se développer dans les milieux les plus divers, à travers la plus grande variété possible d'obstacles, de manière à couvrir la plus vaste étendue possible de terre. Une espèce qui revendique pour domaine la terre entière est véritablement une espèce dominatrice et par conséquent supérieure. Telle est l'espèce humaine, qui représentera le point culminant de l'évolution des Vertébrés. Mais tels sont aussi, dans la série des articulés, les Insectes et en particulier certains Hyménoptères. On a dit que les Fourmis étaient maîtresses du sous-sol de la terre, comme l'homme est maître du sol ».

Lorsque Bergson écrivait ces lignes de *l'Evolution Créatrice*, on ne connaissait que 6 000 espèces de Fourmis ; aujourd'hui le chiffre des formes connues varie selon les auteurs de 12 000 (Wilson 1971) à 15 000 (Brown et Taylor 1970), c'est-à-dire plus que celui des espèces d'Oiseaux. Mais plus que le nombre des espèces, c'est celui des individus qui impressionne : le tiers de la biomasse animale de la forêt amazonienne est dû à la présence de Fourmis et de termites : une colonie adulte de la Fourmi champignoniste *Atta* compte trois millions d'individus et elle occupe dans cette même forêt amazonienne un volume de plusieurs mètres cubes (*fig. 1*) (Weber 1979). Cherret (1982) a vu dans des pâturages des vaches englouties dans les profondeurs d'une fourmilière dont le toit avait cédé sous leur poids ! On imagine les dégâts causés à des infrastructures routières ou même aux fondations d'immeubles, comme le relate Bondar (1927) à Bahia. Autuori (1940) a

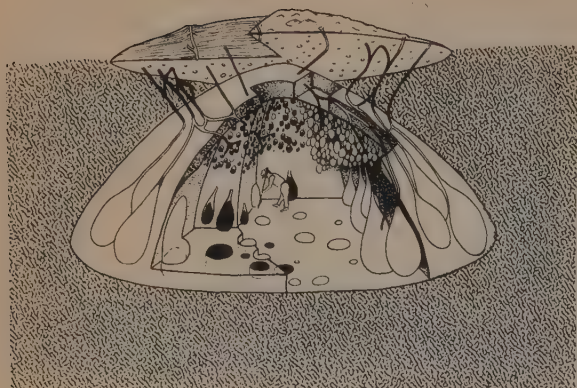


Fig. 1 : Coupe dans un nid stylisé de la Fourmi champignoniste *Atta vol-lenweideri* ; les chambres du jardin à champignons sont hypogées (d'après Weber, 1979).

estimé à 6 tonnes le poids des feuilles récoltées par une seule de ces sociétés âgées de six ans. En Afrique, la « Fourmi voyageuse » *Anomma wilverthi*, dont la reine mesure de 43 à 63 mm, compte jusqu'à 20 millions d'individus par colonie (Raignier 1972). Point n'est besoin d'ailleurs d'aller sous les tropiques pour rencontrer de telles données. Dans le Jura suisse, Gris et Cherix (1977) ont découvert une super-colonie de la banale Fourmi rousse des bois *Formica lugubris* qui compte environ 1 200 nids répartis sur 70 hectares. Cette société à « succursales multiples » possède une centaine de kilomètres de pistes reliant les divers nids entre eux et on estime que sa population est comprise entre 70 et 110 millions d'individus. On imagine la quantité énorme de proies récoltées par de telles fourmilières. Wellestein (1952) a calculé qu'un nid moyen de Fourmis rousses récolte en une année $8,1 \cdot 10^6$ insectes. Pavan (1959) estime que l'ensemble des Fourmis rousses des Alpes italiennes, représentant 300 milliards d'individus répartis en 1 million de colonies capture en 200 jours d'activité 24 000 tonnes de nourriture dont 14 500 tonnes d'Insectes ! Un autre chiffre impressionnant est rapporté par Topoff (1972) : une colonie de la Fourmi migratrice *Eciton burchelli*, observée au Panama, récolte quotidiennement plus de 100 000 proies animales. Ces chiffres ont encore plus de sens si l'on sait que les sociétés de Fourmis persistent fort longtemps. Les reines des sociétés monogynes vivent souvent plus de 10 ans comme celles d'*Aphaenogaster picea* (Haskins 1960) et même plus de 20 ans ! Le R. P. Prescott (1973) a élevé dans son laboratoire une reine du banal *Lasius flavus* pendant 22,5 ans, le record semblant appartenir à une reine de *Lasius niger*, autre banalité européenne, qui, née en août 1921, a vécu entourée de l'affection de son soigneur, H. Appel, jusqu'en avril 1950. Cette reine a donc passé 28 ans et 8 mois en captivité, ignorant même la guerre ; il faut dire que son laboratoire était situé en Suisse ! (Kutter et Stumper 1969).

Dans le cas d'espèces à plusieurs reines (polygynes) la longévité des sociétés est potentiellement illimitée, puisque ces Fourmis renouvellent leurs femelles reproductrices en adoptant tous les ans des jeunes reines fraîchement fécondées. Ceusters (1982) a noté qu'un nid de *Formica polyctena* existe depuis 28 ans dans une forêt belge.

Ces chiffres, quelque peu inquiétants, ne doivent pas faire perdre de vue qu'à côté de l'infiniment grand on trouve aussi l'infiniment petit : les sociétés d'*Amblyopone pallipes* du Canada ne comptent en moyenne que 12 adultes (Francœur 1965), celles d'*Hypoponera coeca* d'Afrique, 20 adultes (Lévieux 1967) et celles de *Proceratium silaceum* d'Amérique du Nord 28 adultes (Kennedy et Talbot 1939).

Plus que le nombre des individus, celui de la densité des fourmilières peut donner un aperçu de la vitalité des Fourmis. Le nombre de colonies de différentes espèces dans un carré de 10 mètres de côté est le plus souvent de plusieurs dizaines lorsque les fourmilières sont de taille moyenne. Dans certains biotopes particulièrement riches comme les forêts de pins d'Europe de l'Est, il peut y avoir sur 100 m² plus de 1 000 nids de Fourmis (Wengris 1948). Le nombre d'individus par mètre carré laisse rêveur : 4 500 *Lasius alienus*, 7 500 *Tetramorium caespitum* ou 16 000 *Lasius niger* dans les landes sableuses du Danemark (Nielsen 1974) le record appartenant à *Pogonomyrmex occidentalis* avec 115 000 Fourmis au mètre carré dans une région de l'Utah (Weber 1959).

Le succès écologique des Fourmis est manifeste : elles occupent non seulement le sous-sol, mais aussi les arbres, résistant aux conditions les plus difficiles rencontrées dans les déserts brûlants ou les steppes glacées, nidifiant dans les endroits les plus insolites : *Brachymyrmex depilis* établit ses colonies dans des sables marécageux en bordure du Golfe de Californie : la marée les atteindre trois heures et demie (Yenses *et al.* 1980). Les Fourmis sont souvent les seuls animaux à résister dans des biotopes extrêmes. Bernard (1973) a noté seuls animaux à résister dans des biotopes extrêmes. Bernard (1972) a noté qu'elles constituaient 96,4 à 99,7 % de la faune des Invertébrés dans le Grand Erg saharien en Algérie.

Cette vitalité est due pour une large part à l'organisation sociale qui caractérise ces Insectes. Il existe parmi les Invertébrés de nombreuses espèces vivant en groupements plus ou moins stables. Dans ces groupements l'individu pris isolément exerce sur ses semblables une stimulation spécifique tandis que le groupe exerce en retour sur lui une stimulation non moins spécifique (Grassé 1952). La stimulation réciproque observée se manifeste le plus souvent par une attraction mutuelle ou *interattraction* (Rabaud 1929) qui constitue le fondement même de toute vie sociale.

Le niveau de vie sociale le plus élevé qui existe chez les Invertébrés est atteint par les Hyménoptères sociaux (Fourmis, abeilles, guêpes, bourdons) et par les Isoptères (termites). Ces Insectes forment ce que l'on appelle des *Sociétés supérieures* qui se définissent par l'acquisition de trois caractères communs (Wilson 1971).

- Les individus d'une même société coopèrent dans les soins aux jeunes ;

- Il existe un chevauchement des générations si bien que les descendants assistent leurs parents dans l'élevage des jeunes ;

- Il existe des castes spécialisées dans la reproduction aboutissant à une division du travail : les reines assurent la descendance, les ouvrières plus ou moins stériles se consacrent pour leur part à l'entretien du nid, à la récolte de la nourriture et à l'élevage des jeunes.

De ces trois caractères, le dernier semble le plus original car il n'appartient qu'aux sociétés d'Insectes : ce système de castes morphologiques et physiologiques permet d'opposer sociétés d'Invertébrés et sociétés de Vertébrés qui sont pour leur part caractérisées par une cascade de rapports de dominance-soumission aboutissant à une hiérarchie structurant fortement la société.

L'origine des Fourmis est à rechercher vraisemblablement chez des guêpes solitaires appartenant à la famille des Tiphidae dont les représentants actuels sont assez proches de la Scolie de nos jardins. En effet une forme fossile trouvée dans l'ambre du Crétacé supérieur (Mésozoïque) présente à la fois des caractères de Fourmi et des caractères de guêpe Tiphidae (Wilson *et al.* 1967). Des Fourmis, ce fossile a la capsule céphalique, le scape antennaire (article basal), le pétiole, l'aiguillon et surtout des glandes métapleurales situées à l'arrière du thorax. Des guêpes, il possède le funicule antennaire (fouet), les mandibules et le thorax. *Sphecomyrma freyi* - tel est le nom de cette Fourmi fossile - est âgée d'environ 100 millions d'années, ce qui en fait la plus vieille Fourmi connue.

Taylor (1978) a proposé une phylogénie de la famille des Formicidae qui fait apparaître onze sous-familles actuelles dérivant toutes de la sous-famille fossile des Sphecomyrminae (*fig. 2*). Du tronc commun se détachent deux ensembles composés chacun de sous-familles primitives et évoluées. On distingue ainsi le complexe des Formicoïdes qui a abouti aux sous-familles des Nothomyrmecinae, des Aneuretinae, des Dolichoderinae et des Formicinae. Le complexe des Poneroides est pour sa part à l'origine des Pseudomyrmecinae, des Myrmecinae, des Ponerinae, des Dorylinae, des Ecitoninae, des Leptanillinae et enfin des Myrmicinae.

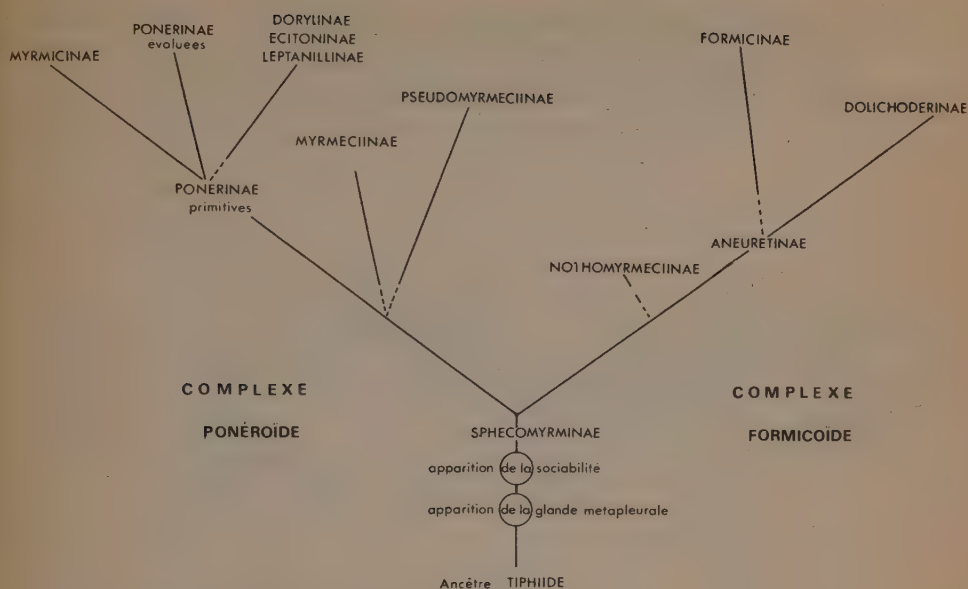


Fig. 2 : *Phylogénie de la famille des Formicidae* (d'après Taylor, 1978).

La systématique des Formicidae est - on s'en doute - affaire de spécialistes. Nous donnerons seulement ici les caractères principaux des femelles des quatre sous-familles les plus représentées en Europe (*fig. 3*).

Ponerinae

Elles se reconnaissent à un étranglement très net entre les segments 1 et 2 de l'abdomen. L'aiguillon est très long.

Dolichoderinae

Le pétiole porte une écaille basse et inclinée. L'abdomen vu de dessus ne montre que quatre segments. Il n'y a pas d'aiguillon et le cloaque anal forme une fente transversale. Les nymphes sont nues.

Formicinae

Le pétiole porte une écaille dressée. L'abdomen vu de dessus montre cinq segments. Il n'y a pas d'aiguillon et le cloaque anal est circulaire. Les nymphes sont le plus souvent abritées dans un cocon appelé parfois, à tort, « œuf de Fourmi ».

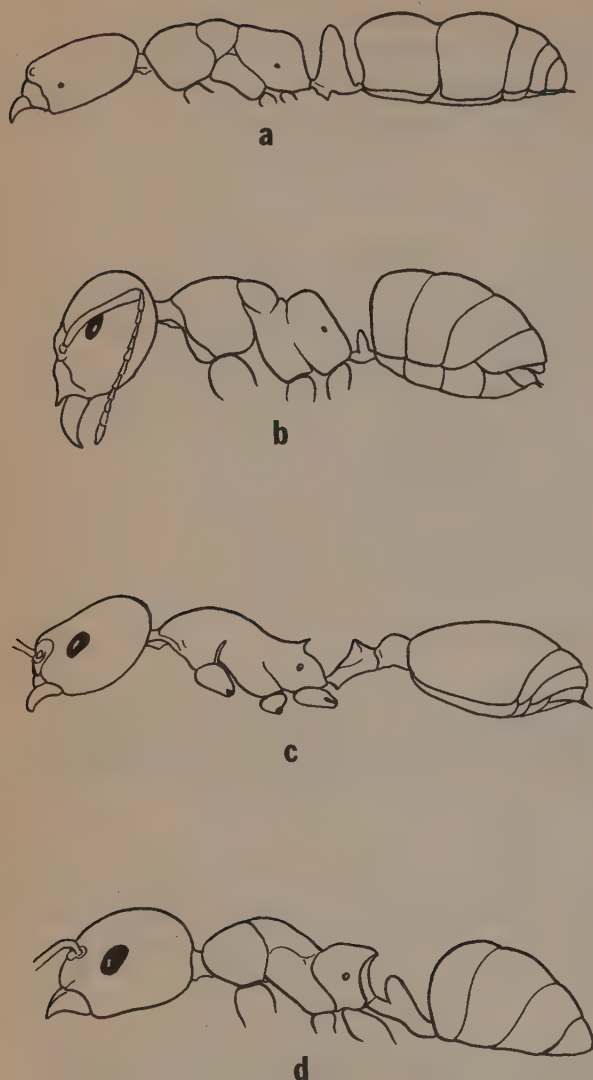


Fig. 3 : Les sous-familles de Formicidae les plus représentées en Europe
 a : Ponerinae ; b : Formicinae ; c : Myrmicinae ; d : Dolichoderinae
 (d'après Kutter, 1977).

Myrmicinae

Le pétiole est formé de deux articles. L'abdomen porte un aiguillon. Les nymphes sont nues.

L'anatomie des Formicidae est semblable dans ses grandes lignes à celle des autres Insectes. Toutefois un certain nombre de glandes exocrines jouent

un rôle fondamental soit dans la circulation de la nourriture soit dans celle de l'information, grâce à l'élaboration de messages chimiques.

Ces glandes sont répertoriées sur le schéma de la *figure 4*. Nous y reviendrons longuement dans la suite de cet ouvrage.

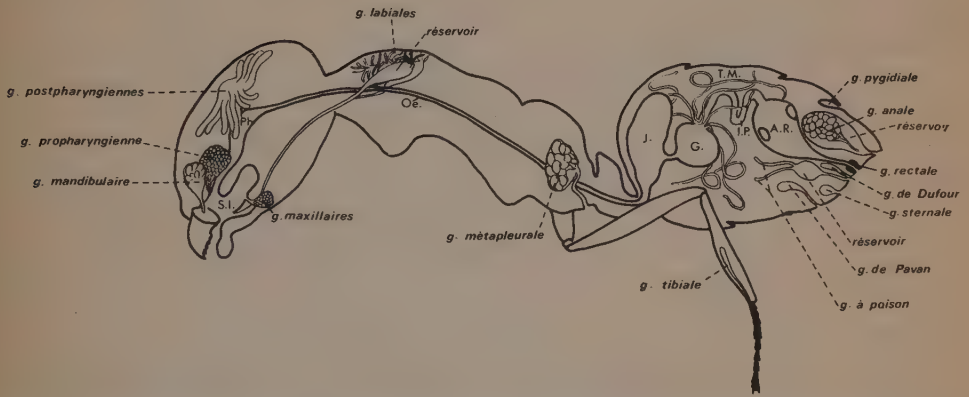


Fig. 4 : Fourmi chimère porteuse : des glandes salivaires impliquées dans la digestion, les échanges trophallactiques, les léchages ; des glandes exocrines impliquées dans l'élaboration des messages chimiques ; du tractus digestif. s.i. : sac infrabuccal, Ph : pharynx, Oe : oesophage, J : jabot, G : gésier, TM : tubes de Malpighi, IP : intestin postérieur, AR : ampoule rectale.

Le polymorphisme

I. LES CASTES ET LE POLYPHÉNISME

Le terme de *polymorphisme* introduit par le botaniste Rousseau en 1785 a subi depuis bien des vicissitudes : dans le règne animal, l'hétérogénéité génétique peut se traduire par la cohabitation au sein d'une même espèce de deux ou plusieurs catégories d'individus définies par des *critères morphologiques* tels la forme ou la couleur, parfaitement *séparées* les unes des autres, donc sans états intermédiaires car obéissant à un *déterminisme génétique mendélien simple* ; c'est à ce type de variations génétiques discontinues que l'on réserve le terme de polymorphisme (Mayr 1963 ; Lamotte 1972).

Chez les Insectes sociaux le polymorphisme s'applique à l'existence d'une *variation discontinue non génétique* au sein d'une espèce donnée se traduisant par l'apparition de plusieurs *castes*. Wilson (1971) par exemple entend par polymorphisme la coexistence de deux ou plusieurs castes morphologiques au sein d'un même sexe et ayant des fonctions différentes.

Cette définition apparaît à beaucoup comme trop restrictive parce que la morphologie et la fonction ne coïncident pas toujours ; c'est ainsi que Michener (1974) à propos des abeilles estime que les castes doivent être définies non seulement par la morphologie mais aussi par la physiologie et le comportement des individus. Cette opinion est partagée par Plateaux (1970), Buschinger (1978a) et elle a amené Lüscher (1976) à proposer après Mayr le terme plus général de *polyphénisme* : sous cette appellation on regroupe désormais les variations morphologiques proprement dites (polymorphisme), les variations comportementales (division du travail ou polyéthisme) et les variations physiologiques.

La manifestation la plus visible du polyphénisme est donc l'existence de *castes*, terme employé depuis Latreille (1798) pour désigner les diverses catégories habituelles d'individus rencontrées dans les fourmilières. En fait, on distingue des individus appartenant aux deux sexes mâle et femelle, les individus femelles appartenant eux-mêmes à diverses castes et sous-castes.

Le cas le plus simple est celui où le sexe femelle est divisé en deux castes : la ou les femelles reproductrices appelées *reines* et les femelles plus ou moins stériles appelées *ouvrières*. Prenons pour exemple *Oecophylla longinoda*, la Fourmi tisserande qui confectionne des nids à l'aide de feuilles « cousues » entre elles par des fils de soie produits par les larves. Elle vit en Afrique. La reine (fig. 5) est de grande taille puisqu'elle mesure 2 cm de long. Elle a une tête bien développée, pourvue de deux grands yeux composés et de trois ocelles. Le thorax est large, bien segmenté et il porte quatre ailes à l'éclosion qui tomberont après la fécondation. L'abdomen est volumineux.

L'ouvrière (fig. 5) a une taille plus petite (5 à 10 mm). La tête réduite porte deux petits yeux composés ; il n'y a pas d'ocelle. Le thorax étroit n'est pas segmenté et ne porte jamais d'ailes. L'abdomen est petit.

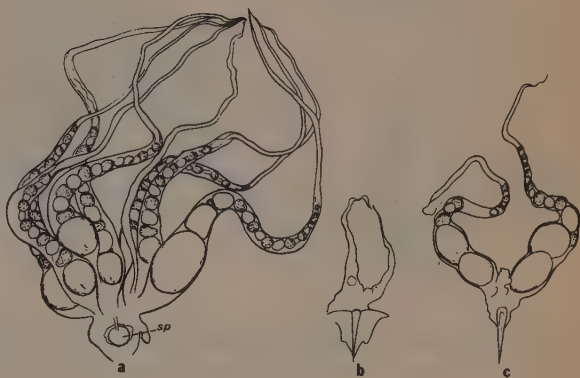
A ces différences morphologiques entre reines et ouvrières s'ajoutent des différences anatomiques : la différence de taille de l'abdomen est due à la présence chez la reine fécondée d'un système reproducteur fonctionnel ; chez *Leptothorax nylanderi* par exemple (Plateaux 1970) on trouve deux ovaires



Fig. 5 : Les deux castes femelles chez la Fourmi tisserande *Oecophylla longinoda*. La reine, de grande taille, a un thorax large et bien segmenté, un abdomen volumineux. Les ouvrières, petites, ont un thorax étroit, un abdomen réduit (d'après Hölldobler et Wilson, 1978).

comptant au total de 5 à 10 ovarioles (fig. 6), renfermant des œufs à diverses étapes de leur développement ; une spermathèque remplie de la provision de spermatozoïdes y est annexée. Chez l'ouvrière les ovaires sont réduits à deux ovarioles et il n'y a jamais de spermathèque (fig. 6). Nous verrons plus loin comment fonctionne l'appareil reproducteur de ces ouvrières mais il faut savoir que dans de nombreux genres (*Solenopsis*, *Pheidole*, *Tetramorium*...) l'ovaire est absent ou réduit à de simples vestiges.

Fig. 6 : L'appareil reproducteur femelle des Fourmis (*Leptothorax nylanderi*). a : la reine : il y a de nombreux ovarioles avec des ovocytes en vitellogenèse ; présence d'une spermathèque (sp). b : ouvrière stérile : les ovarioles sont vides. c : ouvrières pondeuses : les ovarioles - réduits à deux - sont fonctionnels ; il n'y a pas de spermathèque, donc pas de fécondation (d'après Plateaux, 1970).



II. MONOMORPHISME

Chez *Leptothorax nylanderi* (Plateaux 1970), *Temnothorax recedens* (Dejean 1974), *Formica exsectoides* (Wilson 1953b), *Serrastruma serrula* (Dejean 1982), etc., les ouvrières d'une société parvenue à maturité sont très semblables entre elles et ne montrent qu'une variabilité de taille très faible ; chez ces Fourmis la distribution des fréquences d'un élément mesurable - la largeur de la tête par exemple - est unimodale (fig. 7).

III. POLYMORPHISME

Chez de nombreuses autres espèces on observe au contraire une très grande variabilité au sein de la caste ouvrière. Chez la Fourmi migratrice *Eci-*

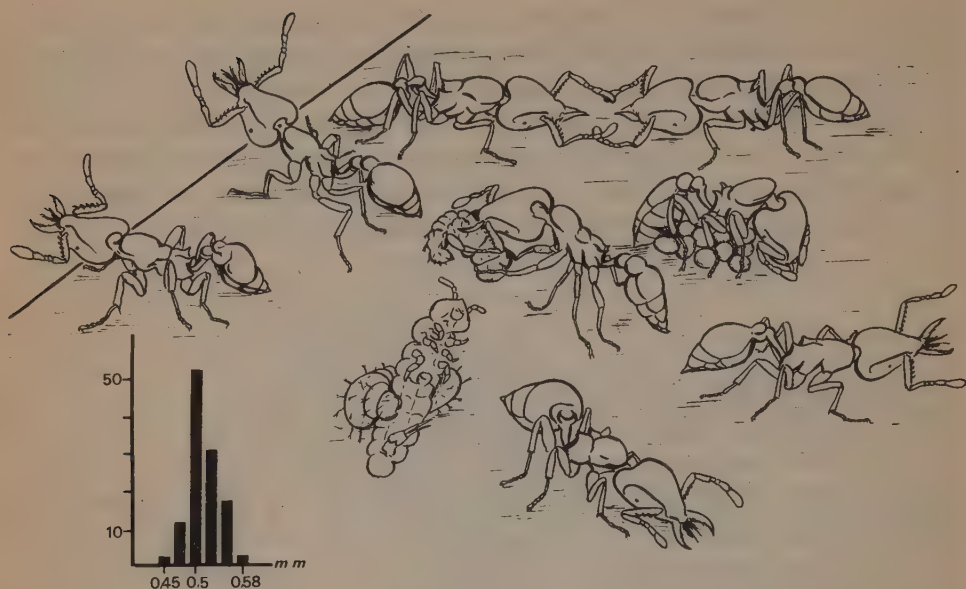


Fig. 7 : Le monomorphisme chez *Serrastruma serrula*. Les ouvrières n'offrent qu'une variation de taille très faible. L'histogramme représente la variation de la largeur de la capsule céphalique (d'après Dejean, 1982).

ton (fig. 8) l'histogramme construit avec les mesures de la longueur du corps montre une distribution unimodale mais très étalée (Topoff 1972) ; les ouvrières peuvent être alors rangées en trois catégories : les *minor*, les *media* qui sont les plus nombreuses et les *major*. On remarque que tous les organes ne grandissent pas de la même façon ; il y a des changements très sensibles lorsque la taille générale augmente : les mandibules grandissent plus vite que ne le voudrait une croissance exactement harmonique ; elles obéissent à une croissance allométrique majorante si bien que les *major* sont pourvus d'armes démesurées. Le polymorphisme est comparable chez la Fourmi champignoniste *Atta texana* (fig. 9) la croissance de la tête aboutissant à l'existence d'individus à la capsule céphalique énorme. On pourrait multiplier les exemples avec les *Dorylus* d'Afrique (Hollingsworth 1960) ou les *Solenopsis* (Wood et Tschinkel 1981).

La distribution des tailles peut prendre une allure différente comme chez *Camponotus vagus* (Benois 1969). Le polygone de fréquence de la longueur totale des ouvrières montre alors deux pics correspondant aux ouvrières *minor*, les plus nombreuses, et aux ouvrières *major* (fig. 10). Entre les deux sommets on retrouve les ouvrières *media*, très peu représentées.

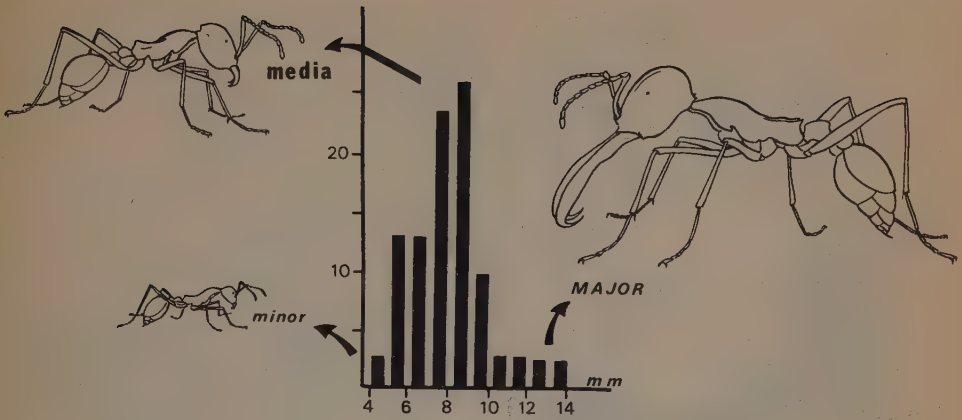


Fig. 8 : Le polymorphisme chez la Fourmi migratrice *Eciton hamatum*. L'histogramme de la longueur du corps montre une courbe unimodale mais très étendue ; il y a ainsi trois types d'ouvrières : des minor, des media, des major. Noter la croissance allométrique des mandibules des major (modifié d'après Topoff, 1972).

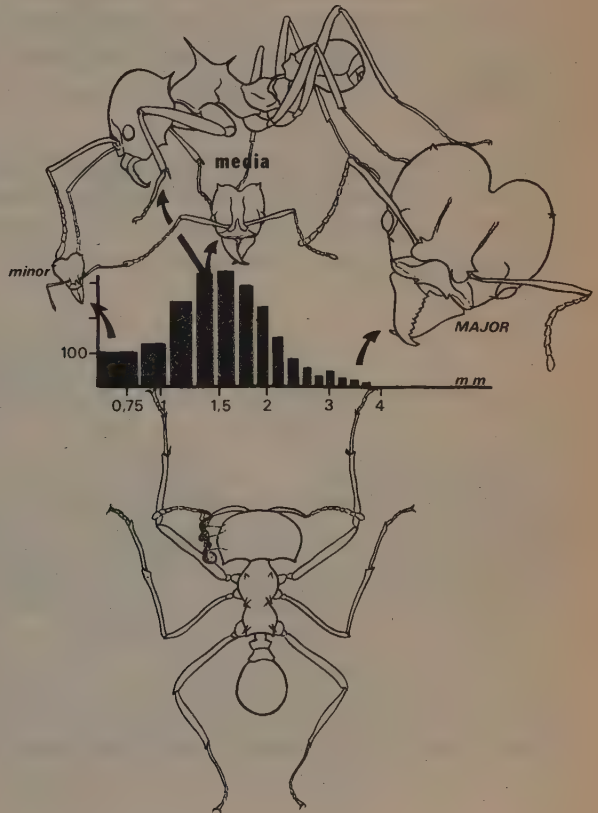


Fig. 9 : Le polymorphisme chez la Fourmi champignoniste *Atta texana*. Comme dans la fig. 8, il y a trois types d'ouvrières, minor, media, major. Ce sont les media qui sont les plus fréquentes sur l'histogramme qui représente la largeur des têtes. Noter au-dessous de l'histogramme la grande différence de taille entre une ouvrière minor et une major (modifié d'après Wilson, 1971 et Weber, in Besuchet, 1977).

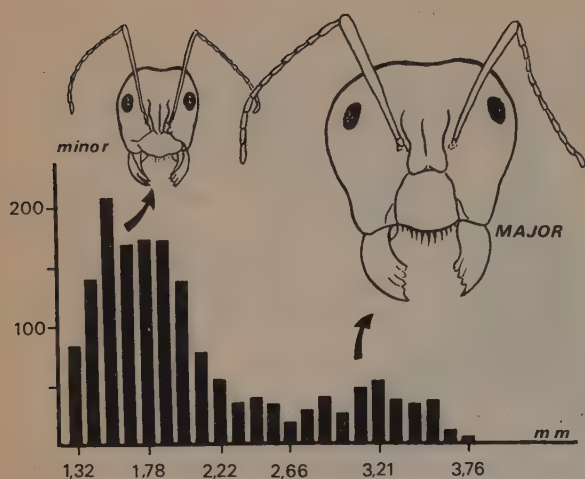


Fig. 10 : Le polymorphisme chez *Camponotus vagus* (largeur de la tête). Il y a toujours trois types d'ouvrières (minor, media, major) mais les media deviennent rares (d'après Benois, 1969).

Les ouvrières *media* peuvent totalement disparaître comme chez *Pheidole pallidula* (Passera 1974a) : dans ce cas de dimorphisme complet, l'histogramme présente alors deux sommets séparés (fig. 11) laissant en présence les ouvrières *minor* et les ouvrières *major* qui prennent désormais le nom de *soldats*.

On retrouve des soldats chez une autre espèce européenne, *Colobopsis truncata* ; le front de l'ouvrière *major* y est aplati en disque et joue un rôle dont nous parlerons plus tard. Il en est de même chez les espèces américaines appartenant au genre *Zacryptocerus* (fig. 12).

IV. LES INTERCASTES

Il est relativement fréquent de rencontrer chez les Fourmis des individus qui présentent des caractères morphologiques intermédiaires entre les reines et les ouvrières : ce sont des *intercastes* offrant tous les termes de transition entre les deux extrêmes comme chez *Leptothorax nylanderi* (Plateaux 1970) ou *Harpagoxenus sublaevis* (Buschinger et Winter 1975). On peut suivre ainsi le développement progressif des ocelles et des structures thoraciques de plus en plus complexes au fur et à mesure que l'on se rapproche de la reine typique (fig. 13). Cet état intermédiaire se retrouve dans l'anatomie interne et en particulier pour le système reproducteur : les intercastes de *Leptotho-*

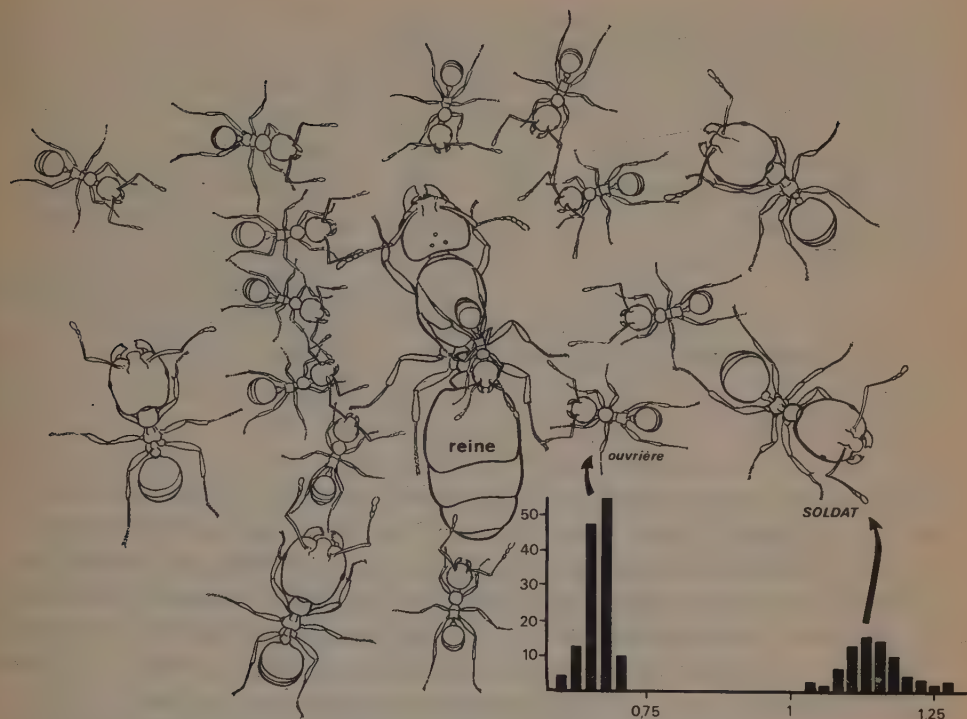


Fig. 11 : Le polymorphisme chez *Pheidole pallidula* (longueur des têtes). Les media ont disparu laissant en présence les ouvrières minor et les ouvrières major appelées désormais soldats.



Fig. 12 : Le polymorphisme chez *Zacryptocerus varians*. Les soldats et la reine ont une tête curieuse : le front est aplati en disque concave alors que l'ouvrière reste normale. Les soldats utilisent cette particularité morphologique pour boucher le trou d'accès du nid qui est creusé dans une branchette. On peut voir un tel soldat à droite (d'après Wilson, 1976).

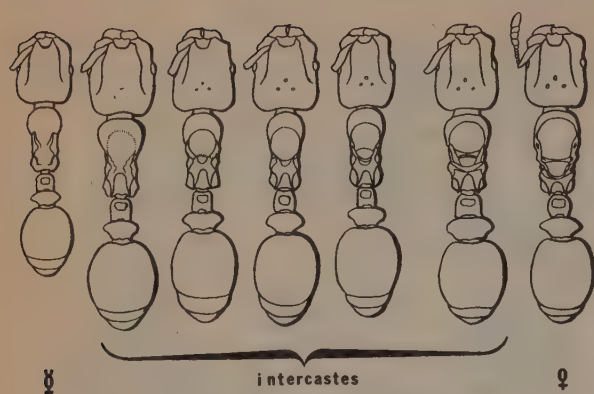


Fig. 13 : Les intercastes sont des individus présentant des caractères intermédiaires entre deux castes. Chez *Harpagoxenus sublaevis* par exemple, entre l'ouvrière parfaite à gauche et la reine typique à droite, existent tous les intermédiaires montrant de gauche à droite des caractères de plus en plus féminisés (ocelles, sculpture thoracique, volume de l'abdomen... (d'après Buschinger et Winter, 1975).

rax nylanderi possèdent de deux à huit ovarioles selon qu'ils sont plus proches de l'ouvrière ou de la reine ; certains ont même une spermathèque.

Il est parfois difficile d'identifier sur les seuls critères morphologiques les reines et les ouvrières chez certaines espèces puisque nous avons vu que la caste est plus justement définie par la fonction que par l'aspect extérieur. Ainsi chez *Rhytidoponera metallica* (Haskins et Whelden 1965) les reines semblent absentes : en fait il existe bien des individus reproducteurs, fécondables car porteurs d'une spermathèque, mais ils ressemblent extérieurement à une ouvrière. Chez *Dinoponera grandis* où les reines sont inconnues, des groupes « d'ouvrières » pondent et élèvent des mâles mais aussi des ouvrières. Haskins et Zahl (1971) qui rapportent cette observation hésitent sur l'interprétation à donner : s'agit-il réellement d'ouvrières ou de formes morphologiquement très proches ? Il en est de même pour *Ponera eduardi* (Le Masne 1953b, 1956a) où, à côté de sociétés pourvues de castes morphologiquement distinctes, il existe des colonies apparemment sans reines : là encore les individus fécondés et reproducteurs ont un habitus d'ouvrière. Peeters (1982) a vérifié que tous les individus des sociétés d'*Ophtalmopone berthoudi* possèdent des ovaires à trois ovarioles, une spermathèque et des glandes accessoires. Un nombre variable d'entre eux (jusqu'à 80 par société) sont fécondés et jouent le rôle de reproducteurs actifs.

De fait il semble que chez les Ponerinae les plus primitives tous les individus sont semblables et sont des reproducteurs potentiels. Ceux qui seront fécondés joueront le rôle de reine alors que les autres exerceront les fonctions d'ouvrières.

La situation est encore plus compliquée chez *Harpagoxenus sublaevis* où, à côté de véritables reines, on trouve des reines *ergatoïdes*, c'est-à-dire

des reproducteurs fécondables à habitus d'ouvrière (Buschinger 1975b). Le cas de *Leptothorax provancheri* est assez semblable (Buschinger *et al.* 1980) ; il s'agit d'une espèce parasite hébergée par une espèce hôte *Myrmica incompleta*. L'étude morphologique permet de reconnaître des individus à allure de reine, les *gynomorphes*, des individus à allure d'ouvrière, les *ergatomorphes* et des individus intermédiaires entre ces deux formes, les *intermorphes*. L'étude biologique montre que l'on peut définir la caste par la fonction : l'individu ayant fonction de reine est un individu femelle, fécondé, fertile, quel que soit son aspect morphologique.

C'est ainsi que chaque société de *Leptothorax provancheri* contient une seule « reine » fertile qui peut être un individu gynomorphe, ou un individu ergatomorphe ou un individu intermorphe : à côté de cette reine fonctionnelle se trouvent d'autres femelles de divers morphes, fécondées mais stériles. Le système polymorphique aboutit à une monogynie fonctionnelle. L'organisation sociale est comparable chez une autre espèce parasite, *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter 1976).

Dans les cas précédents il est difficile d'expliquer la cause de l'apparition des intercastes au sein des sociétés. L'alimentation des larves pendant la période de différenciation peut être mise en cause comme cela a été montré chez les espèces du groupe *rufa* (Gösswald et Bier 1954a,b).

Dans d'autres circonstances les intercastes résultent de l'action de parasites internes. Ainsi chez *Pheidole pallidula* dont on a déjà évoqué le polymorphisme, au sein des individus stériles, on a pu étudier les conséquences de l'infestation par un Ver Nématode de la famille des Mermithidae (Wheeler 1901 ; Vandel 1927 ; Passera 1976) : l'infestation se produit pendant la vie larvaire de la Fourmi, lorsque la larve s'oriente vers le type ouvrière ou le type soldat ; en fonction de la date exacte de l'infestation, la larve de Fourmi donne une ouvrière parasitée, rarement un soldat parasité et fréquemment un intercaste parasité intermédiaire entre l'ouvrière et le soldat ; ces intercastes peuvent être assimilés à des *media* disparus dans les colonies saines de *Pheidole* ; l'analyse biométrique de leur tête permet de les intercaler exactement entre les ouvrières et les soldats ; c'est ce que l'on peut voir sur la figure 14 où l'on a représenté la courbe de fréquence des largeurs de la tête de tous les individus appartenant à une colonie parasitée. Ces intercastes présentent aussi des caractères de féminisation marquée essentiellement par la présence plus ou moins nette d'un ocelle médian. Or l'importance de l'ocelle est directement liée au nombre de vers parasites et à leur longueur (Passera 1976).

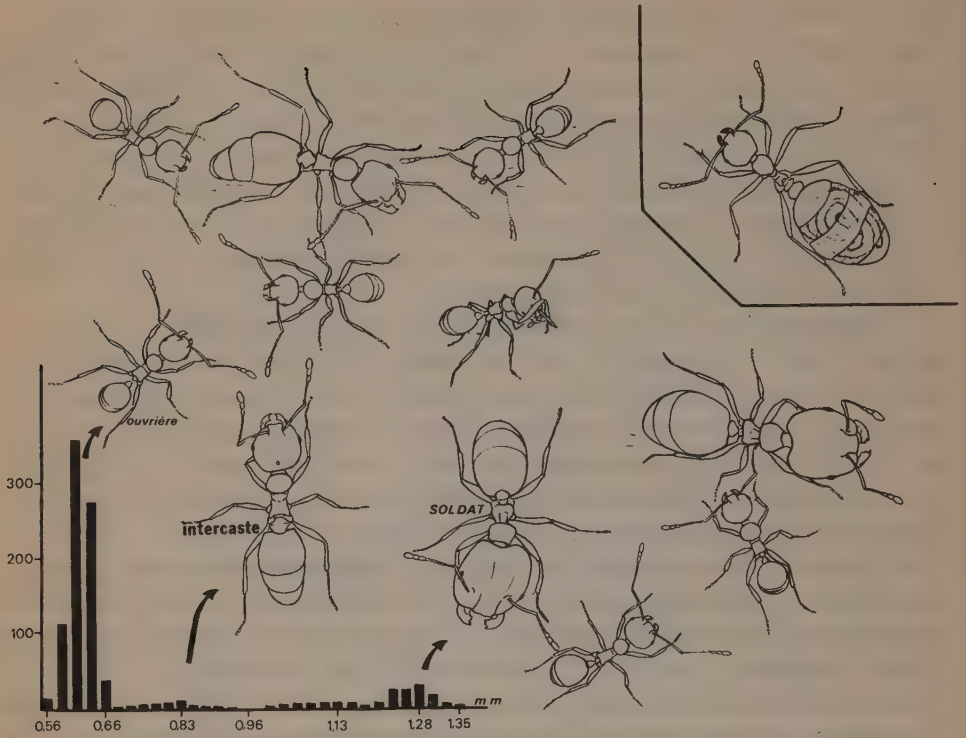


Fig. 14 : Intermites et mermithisation chez *Pheidole pallidula*. La pénétration de la larvule infestante d'un Nématode Mermithidæ dans une larve en voie de différenciation provoque l'apparition d'un intercaste intermédiaire entre le soldat et l'ouvrière. Ceci est particulièrement visible pour la largeur de la tête (cf. l'histogramme). Dans le cartouche on peut voir la larve de Mermis visible par transparence dans l'abdomen de l'intercaste.

V. LES VARIATIONS DU POLYMORPHISME

Les pourcentages des différentes castes ouvrières sont sans cesse modifiés d'une part en fonction de l'âge de la société, d'autre part en relation avec le moment de l'année.

1. EN RELATION AVEC L'ÂGE DE LA SOCIÉTÉ

Les études abondent, montrant que les ouvrières issues du premier couvain élevé par la reine fondatrice sont toujours de très petite taille et que la

taille moyenne des individus augmente avec l'âge de la société. On peut citer *Oecophylla smaragdina* (Cole et Jones 1948), *Myrmica rubra* (Brian 1957b), *Camponotus ligniperda* (Leutert 1963), *Harpagoxenus sublaevis* (Buschinger et Winter 1975), *Monomorium pharaonis* (Petersen-Braun 1977). *Camponotus aethiops* présente, comme *Camponotus vagus*, un polymorphisme bimodal avec *minor*, *media* et *major*. Dartigues (1978) a suivi l'évolution de la représentation de ces diverses castes dans des sociétés en cours de fondation, dans des sociétés juvéniles et dans des sociétés adultes. Dans les sociétés en cours de fondation, composées de la reine et de 9 ou 26 ouvrières, les ouvrières *major* font défaut et les ouvrières *minor* sont plus petites que la normale. Dans les sociétés juvéniles (environ 600 ouvrières) les trois sous-castes sont représentées mais les *major* n'atteignent que 15 % du total. Dans les sociétés adultes (environ 1 200 ouvrières) le pourcentage des *major* s'élève à 66 % et l'on note en même temps une augmentation de la taille des ouvrières *minor*.

Ainsi au cours de la fondation seules des ouvrières *minor* de petite taille sont produites ; les *major* n'apparaîtront que plus tard. On a pu parfois fixer le seuil à partir duquel les *major* se manifestent : chez *Messor ebeninus* du Liban (Tohmé 1972) ce n'est qu'à la fin de la deuxième année qui suit la fondation et lorsque la société compte plus de 200 ouvrières qu'elles apparaissent.

Le cas de *Solenopsis invicta* a été particulièrement bien suivi par Markin *et al.* (1972, 1973) et Wood et Tschinkel (1981). La première génération d'ouvrières apparaît au bout d'un mois (fig. 15). Elle est exclusivement formée d'ouvrières extrêmement petites, qualifiées de *minimes* pesant 0,2 mg. Leur tête mesure 0,45 mm de large alors que celle des ouvrières *minor* de sociétés âgées atteignent en moyenne 0,60 mm. Les premières ouvrières *minor* pesant de 0,5 à 2 mg apparaissent au bout de deux mois quand la société compte en moyenne 66 ouvrières. Le troisième mois, il n'y a plus que 21 % d'ouvrières minimes ; ces dernières disparaissent à tout jamais le cinquième mois quand apparaissent à leur tour les ouvrières *major*. La société comprend alors en moyenne 1 110 ouvrières. Le pourcentage des ouvrières *major* va désormais croître pour se stabiliser aux alentours de 12 %.

Quant aux sexués¹, les premiers, des mâles, apparaissent le septième mois. Au bout d'un an, les sociétés produisent des mâles et des femelles mais

1. Par convention le terme de *sexués* désigne chez les Fourmis les formes larvaires ou adultes des mâles et des femelles (reines) ces dernières étant vierges ou non, c'est-à-dire les individus susceptibles de se reproduire après fécondation. On l'oppose aux *ouvrières* qui bien que de sexe femelle, ne se reproduisent habituellement pas ou se reproduisent sans fécondation.

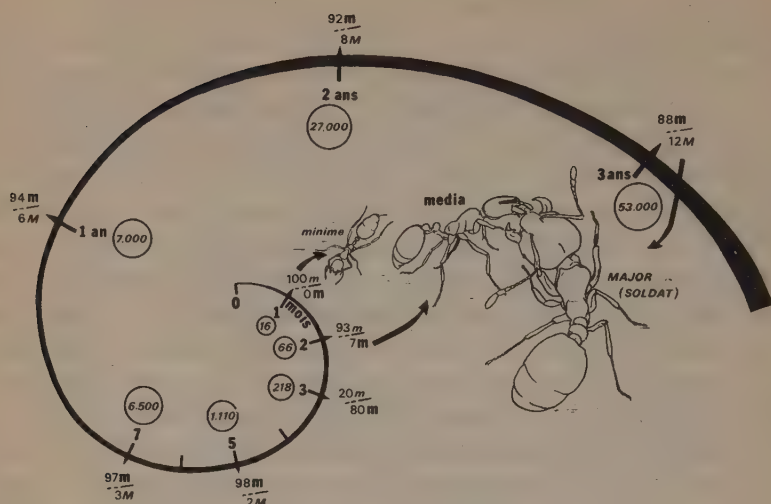


Fig. 15 : Le polymorphisme et l'âge de la société, chez la Fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Les castes apparaissent en fonction de l'âge de la société (minime, media, major). En chiffres gras, l'âge de la société en mois puis en années. En chiffres cerclés, le nombre d'individus. En chiffres maigres, les pourcentages d'individus des diverses castes : m = minime ; m = media ; M = major (d'après les données de Markin *et al.*, 1972, 1973).

en petit nombre. Il y a alors en moyenne 6 000 à 11 000 Fourmis. La maturité sexuelle est atteinte au bout de deux ans quand la société possède au moins 30 000 ouvrières. De même, pour l'autre Fourmi de feu, *Solenopsis richteri* (Khan *et al.* 1967), les premières *minor* éclosent 120 jours après la fondation, les *media* 55 jours plus tard et les *major* au bout de 270 jours seulement.

La situation est analogue dans le cas de dimorphisme total, tel celui rencontré chez *Pheidole pallidula* : seules des ouvrières *minor* sont produites pendant la fondation (Goetsch 1937 ; Passera 1977a).

Lorsque les ouvrières sont monomorphes comme chez *Lasius niger* les cocons des premières ouvrières mesurent de 2,2 à 2,3 mm contre 3 à 3,1 mm dans les colonies adultes (Lenoir 1979).

De nombreux auteurs estiment que la petite taille des descendants de la fondatrice est due à la mauvaise alimentation des larves dont ils sont issus : il est possible par exemple d'obtenir un soldat à partir d'un œuf de fondatrice en le faisant élever par une société adulte chez *Pheidole pallidula* (Passera 1977a).

2. EN RELATION AVEC LE CYCLE ANNUEL

Une étude de la distribution annuelle des cocons chez les sociétés adultes de *Camponotus aethiops* (Dartigues et Passera 1979) montre une périodicité dans l'apparition des sous-castes ; les *minor* sont présentes pendant une longue période allant de mai à septembre, la fréquence maximum étant en août ; les *major* apparaissent plus tardivement, fin juin, et disparaissent dès le début août. Elles sont issues de larves nées la saison précédente et qui ont hiverné aux troisième et quatrième stades. Les *minor* ont une origine mixte : certaines, peu nombreuses, proviennent, elles aussi, du couvain hivernant mais la plus grande partie a pour origine les larves produites dans la saison en cours.

Chez *Myrmica rubra* (Cammaerts 1977a) les ouvrières de grande taille proviennent aussi du couvain hiverné alors que celles de petite taille résultent des œufs pondus au printemps.

Les œufs reproducteurs et alimentaires

La conséquence directe de l'existence du polyphénisme chez les Fourmis est, nous l'avons vu, la cohabitation au sein de la société d'individus chargés de la reproduction - les reines - et d'individus en principe stériles - les ouvrières - chargés de l'élevage du couvain, de la récolte de la nourriture, de la construction et de l'entretien du nid. Ainsi, dans la plupart des sociétés, tous les individus sont les descendants de la reine mère.

La majeure partie des œufs rencontrés au sein du couvain sont donc pondus par cette reine et donnent naissance, selon des modalités sur lesquelles nous reviendrons, aux ouvrières, aux jeunes reines et aux mâles.

En réalité les faits sont plus complexes. La stérilité des ouvrières résulte assez souvent d'un blocage physiologique de leur appareil reproducteur dont le fonctionnement est inhibé par la présence de la reine de la société. Lorsque cette inhibition est plus ou moins levée les œufs émis sont de deux types : les uns peuvent éclore normalement donnant ainsi naissance à une descendance, les autres en sont incapables et sont mangés. Les premiers constituent des œufs reproducteurs, les seconds des œufs alimentaires.

I. LES ŒUFS REPRODUCTEURS DES OUVRIÈRES

Deux sortes de problèmes sont attachés à leur production : d'une part ceux liés à la nature de leur descendance, d'autre part ceux liés à l'inhibition royale que nous venons d'évoquer.

1. LA DESCENDANCE DES OUVRIÈRES

a) Les ouvrières sont fécondées

Nous avons déjà signalé dans le chapitre 1 l'existence d'ouvrières fécondables par les mâles de la société car porteuses d'une spermathèque autorisant le stockage des spermatozoïdes. Cette situation se présente par exemple chez *Rhytidoponera metallica* ou *Dinoponera grandis* chez qui la caste reine n'existe pas. C'est aussi le cas en Afrique de *Technomyrmex* sp. (Terron 1972) : la société possède deux types d'« ouvrières » : des ouvrières *minor* et des ouvrières *major* pourvues d'ocelles, d'un thorax à peine modifié et surtout d'une spermathèque. Ces ouvrières *major* sont fécondées puisque leur spermathèque est pleine. A vrai dire dans tous ces cas il n'est pas sûr que le terme d'ouvrière - fondé sur des critères morphologiques - convienne. On serait sans doute plus près de la vérité en parlant de castes physiologiques et en séparant les animaux non plus d'après leur habitus mais plutôt d'après leur fonction. Le problème se complique encore quand, à côté de reproducteurs aptères fécondables à habitus d'ouvrière coexistent des reproducteurs ailés traditionnels : *Ponera eduardi* (Le Masne 1956a) ou *Harpagoxenus sublaevis* (Buschinger 1975).

Dans tous les cas, les ouvrières étant fécondées, elles donnent naissance à des descendants du type ouvrière, l'ovogenèse se déroulant comme chez les reines.

b) Les ouvrières ne sont pas fécondées

*La parthénogenèse arrhénotoque*¹

Chez presque tous les organismes, chaque cellule non sexuelle (cellule somatique) contient un lot complet de chromosomes provenant du père et un deuxième lot complet de chromosomes provenant de la mère ; ces cellules sont dites à 2n chromosomes ou *diploïdes*. A l'inverse, les cellules sexuelles contiennent un seul lot de chromosomes ; elles sont dites à n chromosomes ou *haploïdes*. Le processus qui permet le passage du nombre diploïde au nombre haploïde constitue la *méiose*. Grâce à la fécondation qui unit une

1. La *parthénogenèse* désigne le développement d'un individu à partir d'un gamète femelle non fécondé. Elle est qualifiée d'*arrhénotoque* lorsqu'elle produit des individus mâles, de *thélytoque* lorsqu'elle produit des individus femelles et de *deutérotèque* lorsqu'elle produit des individus des deux sexes.

cellule sexuelle mâle à une cellule sexuelle femelle l'organisme retrouve le nombre diploïde de chromosomes.

Chez les Fourmis, comme d'ailleurs chez les abeilles, les guêpes ou les bourdons, les mâles naissent d'œufs vierges présentant un développement parthénogénétique arrhénotoque. Ces œufs non fécondés sont donc haploïdes alors que les œufs donnant naissance aux femelles (reines et ouvrières) sont diploïdes. Aussi ce système génétique très particulier est-il qualifié d'*haplodiploïde*.

Nous verrons plus loin que de très nombreuses ouvrières de Fourmis échappent plus ou moins à la censure royale et pondent des œufs vierges donc à descendance mâle. Se trouve ainsi posé le problème de l'origine des mâles dans la société de Fourmis : proviennent-ils de la ponte des ouvrières non fécondées ou de celle des reines ? La réponse varie selon les espèces ; envisageons rapidement pour n'y plus revenir le cas où c'est la reine qui pond les œufs vierges : *Formica polyctena* constitue un exemple typique (Schmidt 1972, 1982). Les sociétés fortement polygynes de cette espèce possèdent de 19 à 34 % de reines non fécondées dont la spermathèque est vide. Ces reines pondront des œufs évidemment vierges pendant toute la saison d'activité. Mais seuls ceux pondus au début du printemps donneront une descendance. En effet les larves auxquelles ils donnent naissance sont nourries par de jeunes ouvrières capables de leur fournir les sécrétions de leurs glandes post-pharyngiennes. Plus tard dans la saison l'absence de cet aliment de choix empêche les larves de grandir et elles meurent toutes au deuxième stade larvaire. Nous envisagerons plus loin le cas des mâles nés des œufs d'ouvrières. De toute façon, quelle que soit leur origine, les mâles, puisque issus d'œufs vierges, sont haploïdes dans leur éléments de la lignée germinale. Les éléments de la lignée somatique - grâce à des phénomènes d'endomitose - deviennent diploïdes ($2n$) et même polyploïdes. Comment la spermatogenèse peut-elle se dérouler ? Le travail de Smith et Peacock (1957) consacré à la cytologie de la Fourmi du pharaon (*Monomorium pharaonis*) va nous permettre de répondre.

Dans une spermatogenèse de type classique, on part d'un spermatocyte I diploïde (fig. 16). Au cours de la première division de méiose - dite réductionnelle - les chromosomes se séparent et l'on obtient deux spermatocytes II ne possédant plus que le nombre haploïde de chromosomes. Lors de la deuxième division - dite équationnelle - chaque spermatocyte II donnera naissance à deux spermatides elles-mêmes se transformant en spermatozoïdes. Au total, à partir d'un spermatocyte I possédant le nombre diploïde de chromosomes, on aboutit à quatre spermatozoïdes ne possédant plus que le nombre haploïde de chromosomes.

Chez *Monomorium pharaonis* en raison de l'origine parthénogénétique des mâles, les spermatocytes I sont haploïdes. La première division de méiose est anormale car elle empêche toute réduction chromatique : les chromosomes ne se séparent pas (11 dans le cas de *Monomorium pharaonis*) et restent dans l'unique spermatocyte II produit. Au cours de cette division il apparaît à partir du spermatocyte II un bourgeon anucléé qui pourrait représenter l'équivalent du deuxième spermatocyte II.

La deuxième division de méiose est normale et aboutit à la création de deux spermatides à n chromosomes elles-mêmes génératrices de deux spermatozoïdes haploïdes. Ainsi à partir d'un spermatocyte I haploïde on aboutit à deux spermatozoïdes haploïdes. Notons que dans 1 à 2 % des cas, Smith et Peacock ont remarqué que la deuxième division aboutit à une seule spermatide, la deuxième, déficiente en cytoplasme, avortant ; dans ce cas-là, on n'obtient plus qu'un seul spermatozoïde à partir d'un spermatocyte I. C'est le système qui existe chez l'abeille et le bourdon.

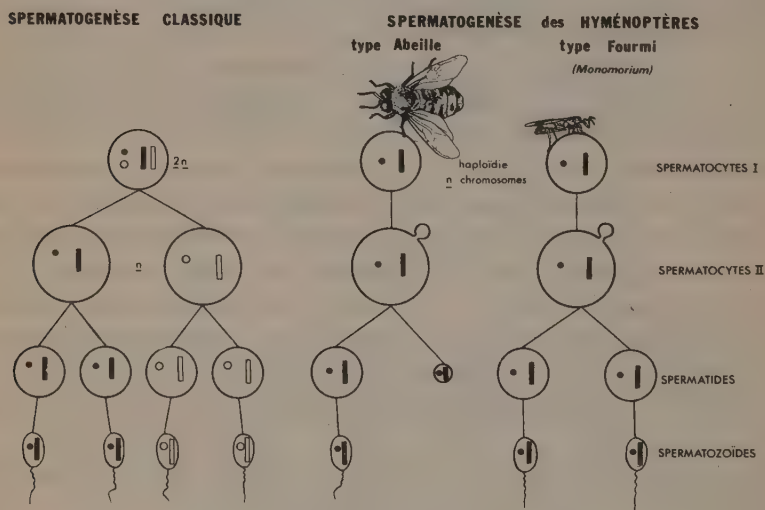


Fig. 16 : La spermatogenèse des Fourmis. Dans une spermatogenèse classique le spermatocyte I diploïde, subit une première division de méiose réductionnelle suivie d'une deuxième division équationnelle. Au total le spermatocyte I à $2n$ chromosomes donnera naissance à quatre spermatozoïdes à n chromosomes. Chez la Fourmi, le spermatocyte I est haploïde puisque produit par un mâle résultant de l'éclosion d'un œuf non fécondé. La première division de méiose est anormale car les chromosomes ne se séparent pas et elle aboutit à un spermatocyte II à n chromosomes, un bourgeon anucléé représentant le deuxième spermatocyte II. La deuxième division de méiose est normale. Au total on obtient deux spermatozoïdes à n chromosomes.

La parthénogenèse thélytoque

Beaucoup plus rare est l'existence d'une parthénogenèse thélytoque, c'est-à-dire donnant naissance à des ouvrières voire à des reines. Le seul exemple bien connu est celui de *Cataglyphis cursor* une Fourmi très agile et très rapide qui fréquente en France les lieux ensoleillés et dégagés de la région méditerranéenne.

Suzzoni et Cagniant (1975) ont montré qu'il n'existe chez l'ouvrière aucune structure permettant le stockage d'éventuels spermatozoïdes. D'ailleurs ils n'ont jamais trouvé de tels spermatozoïdes dans les voies génitales de l'ouvrière. Pour éliminer toute fécondation accidentelle, Cagniant (1979) a constitué des sociétés avec des ouvrières nées en élevage, donc rigoureusement préservées de tout contact avec des mâles. Dans ces conditions ces jeunes ouvrières ont une descendance formée d'ouvrières et de reines.

On est donc bien en présence d'une ponte ouvrière avec parthénogenèse thélytoque analysée par Cagniant (1973, 1979, 1980, 1982). Des sociétés orphelines de cette espèce produisent très régulièrement et abondamment non seulement des ouvrières mais aussi des reines. Par exemple une société artificielle de 550 ouvrières privée de sa reine a produit en quatre à cinq mois 192 ouvrières et 11 reines. Même en nombre réduit, les ouvrières orphelines pondent et engendrent d'autres femelles : ainsi 13 ouvrières ont élevé 1 reine et 7 ouvrières. A la parthénogenèse thélytoque s'ajoute une parthénogenèse arrhénotoque classique puisque ces sociétés d'ouvrières orphelines produisent aussi des mâles en nombre réduit.

Dans les sociétés naturelles avec reine la ponte des ouvrières semble bloquée.

On peut se demander quelle est la supériorité des colonies avec reine puisque des sociétés sans reine peuvent se perpétuer par production d'ouvrières. La comparaison de colonies avec ou sans reine, à effectifs ouvrières semblables, permet de noter que :

- les sociétés d'ouvrières orphelines, donnant la priorité à la fabrication des reines, ont une productivité totale moindre : leur taux de renouvellement (nombre d'ouvrières produites / nombre d'ouvrières au départ) n'est que de 0,57 ;

- les sociétés avec reine n'élèvent des sexués que lorsqu'elles sont populeuses ; la priorité est donnée ici à la production des ouvrières d'où un taux de renouvellement de 1,00 très supérieur au précédent. Les sociétés avec reine ont donc un meilleur rendement dû en partie au rôle coordinateur de la reine.

Le mécanisme cytologique qui permet à l'œuf vierge de redoubler le stock chromosomique et de donner ainsi naissance à des femelles n'est pas encore connu.

2. LE CONTRÔLE DE LA REINE

a) Stérilité des ouvrières

On connaît de nombreuses espèces chez lesquelles on n'observe jamais d'émission d'œufs par les ouvrières, même quand elles sont élevées hors de la présence de leur reine pendant de longues périodes. C'est le cas de *Tetramorium caespitum* (Lespès 1863), de *Pheidole pallidula* où la dissection ne révèle aucune trace d'appareil reproducteur (Bonpart 1964 ; Passera 1974a). Il en est de même chez le minuscule *Diplorhoptrum fugax* (Hölldobler 1928, 1952 ; Passera 1969 ; Lachaud 1981), chez divers *Monomorium*, chez les *Atta* (Bazire-Bénazet in Plateaux-Quénu 1961) ou encore chez la Fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Markin 1970 ; Passera).

La stérilité est totale chez toutes ces ouvrières, la reine seule ayant la possibilité de pondre. Peut-être la raison du blocage complet de l'appareil reproducteur ouvrière ou, ce qui est plus vraisemblable, de son extrême régression doit-elle être recherchée dans le fort polymorphisme que l'on constate en comparant reine et ouvrières. Mais une telle différence de taille entre les castes existe aussi chez des espèces à ouvrières pondeuses comme les *Lasius*. On doit signaler qu'à part la Fourmi d'Argentine, toutes les espèces citées plus haut appartiennent à une même sous-famille, celles des Myrmicinae.

Il est évident que dans cette situation, tous les mâles proviennent de la ponte par la reine d'œufs non fécondés. Par exemple chez *Pheidole pallidula*, les larves mâles apparaissent à la fin du printemps, en même temps que les larves royales mais on ignore quel est le mécanisme qui amène la reine à pondre tantôt des œufs fécondés à descendance femelle, tantôt des œufs non fécondés à descendance mâle.

b) La ponte ouvrière est possible en présence de la reine

La ponte d'œufs fertiles par les ouvrières est connue chez de très nombreuses Fourmis. S'il est facile de tester l'aptitude à pondre pour des ouvrières orphelines, donc privées de leur reine, il n'en est pas de même dans des sociétés complètes : comment différencier les œufs pondus par les deux types de femelles ? Nous verrons que cela est parfois possible quand les œufs sont morphologiquement différents. Dans les autres cas il reste la dissection des ouvrières et la recherche dans les ovaires d'ovocytes plus ou moins mûrs. Cette difficulté explique pourquoi il est malaisé d'apprécier l'importance du

contrôle royal ; aussi la classification que nous suivons, basée sur le degré de l'inhibition royale, n'a qu'une valeur provisoire.

En dehors des travaux anciens concernant les Fourmis tisserandes du genre *Oecophylla* (Bhattacharya 1943 ; Ledoux 1949) facilités par l'existence d'une taille propre aux œufs des ouvrières, les principaux résultats concernent le genre *Formica*. Reprenant les observations d'Otto (1960) et d'Erhardt (1962), Kneitz (1969) a entrepris une étude systématique de la fécondité des ouvrières de *Formica polycтена*, qui montre que ces dernières sont parfaitement capables de pondre. Toutefois pour une Fourmi donnée il existe un cycle allant d'une phase de développement de l'ovaire à une phase de dégénérescence qui est en relation avec l'âge de l'animal et surtout avec la tâche qu'il accomplit au sein de la fourmilière. Nous y reviendrons plus longuement dans un autre chapitre.

La ponte des ouvrières dans des conditions naturelles se rencontre chez d'autres espèces de Fourmis rousses : *Formica rufibarbis* (Hohorst 1972), ou *Formica japonica* chez laquelle Kondoh (1968) chiffre la fécondité des ouvrières à deux œufs par animal.

Il existe certainement d'autres espèces dont les ouvrières pondent dans le même nid que la reine y compris au sein de petites sociétés où l'action royale n'est pas diminuée par la distance : c'est le cas des espèces esclavagistes *Harpagoxenus americanus* et *H. sublaevis* (Buschinger et Alloway 1978 ; Buschinger et Winter 1978) ; leurs ouvrières présentent le même nombre d'ovaires que la reine et pondent en sa présence.

Dans tous ces cas les ouvrières pondent donc en présence de la ou des reines de la société. Ceci ne veut pas dire pour autant que les reines n'exercent pas d'action freinatrice sur la fécondité des ouvrières, aucune étude n'ayant été réalisée pour comparer cette fécondité dans les deux situations.

Dans ces sociétés, les mâles proviennent donc en majorité, sinon en totalité, de la ponte des ouvrières.

c) La reine exerce un contrôle relatif

Chez ces espèces la reine empêche la ponte des ouvrières mais dans diverses circonstances l'inhibition est mise en défaut, ce qui assure la production des mâles. Cette censure royale à éclipse est réalisée de plusieurs manières.

Inhibition royale variable dans le temps

Grâce à l'emploi de radiations *gamma* stérilisant l'une ou l'autre caste, Dejean et Passera (1974) ont pu déterminer quelles étaient les pondeuses des

sociétés de *Temnothorax recedens* : l'étude est d'ailleurs facilitée par la plus grande longueur des œufs des ouvrières (0,49 mm) qui se séparent ainsi facilement de ceux pondus par les reines (0,42 mm). Les œufs reproducteurs des ouvrières, tant dans les sociétés naturelles qu'au laboratoire, ne sont émis qu'à la sortie de l'hibernation. A cette époque de l'année, les reines n'exercent aucune inhibition ou une inhibition légère. Mais cette inhibition ira en se renforçant au fil des semaines et vers le milieu de l'été elle est totale : les ouvrières ne pondent plus alors d'œufs reproducteurs. La censure des reines présente donc une variation annuelle.

Un phénomène comparable existe chez *Leptothorax nylanderi* qui est d'ailleurs très proche de *Temnothorax* (Plateaux 1970). Chez *Leptothorax* le phénomène est inverse puisque l'inhibition est bien plus forte en début de saison après l'hivernage que pendant l'été. A cette évolution annuelle il faut ajouter une évolution tributaire de l'âge des reines. Les jeunes reines fécondées sont moins inhibitrices que les vieilles. L'inhibition royale obéit donc ici à une double évolution, l'une annuelle, l'autre sur plusieurs années. Ajoutons que les reines vierges ne sont pas inhibitrices.

Inhibition royale variable dans l'espace

Les ouvrières peuvent échapper à l'action inhibitrice de leur reine en s'éloignant d'elle. Par exemple Tohmé (1972) montre qu'en élevage artificiel les ouvrières de la Fourmi moissonneuse *Messor ebeninus* ne pondent qu'en cas d'orphelinage. Mais dans la nature, dans des nids très ramifiés, on trouve dans les poches les plus éloignées de la loge royale de nombreux mâles.

La situation est analogue chez un *Crematogaster* africain *C. impressa* (Delage-Darchen 1974b). Grâce à l'emploi d'un isotope radioactif, l'iridium 192 mélangé à la nourriture, il est possible de localiser toutes les branchettes habitées par les ouvrières de cette espèce qui colonise la savane préforestière de type guinéen. En général, la plus grande distance est de l'ordre de cinq mètres ce qui est considérable pour des animaux longs de trois millimètres. Or ce n'est que dans les zones périphériques de la colonie que l'on trouve les sexués mâles et femelles, c'est-à-dire loin de la reine. Dans cette situation, les ouvrières pondent en abondance et produisent des milliers de mâles.

Le phénomène peut être étudié au laboratoire. L'ouvrière d'*Odontomachus troglodytes* (Colombel 1972) pond des œufs reproducteurs plus petits que ceux de sa reine ce qui permet de les distinguer. Lorsque l'on élève une reine et cent ouvrières dans un nid d'élevage de petit volume (4 dm³) on obtient 1,12 % d'œufs d'ouvrières. Le pourcentage passe à 2,56 % dans le cas d'un volume moyen (45 dm³) puis à 2,86 % dans le cas d'un volume encore plus important (420 dm³).

Une observation comparable est réalisée par Sabbagh-Tohmé (1977) chez *Acantholepis frauenfeldi* au Liban : la ponte des ouvrières bloquée au contact de la reine est libérée si les ouvrières s'en éloignent de quarante centimètres.

Ainsi grâce à cette possibilité très simple, les ouvrières peuvent temporairement échapper à l'influence royale et pondre.

Inhibition royale variable avec le nombre des ouvrières

L'inhibition de la reine, efficace pour un faible nombre d'ouvrières, peut se trouver en défaut lorsque le nombre des ouvrières à contrôler augmente. C'est le cas chez *Odontomachus troglodytes* où l'inhibition est stricte quand il y a moins de 50 ouvrières par reine. Dans la nature où l'on trouve toujours 80 à 90 ouvrières pour une reine il y a donc production de mâles à partir de la ponte ouvrière.

Inhibition royale variable avec l'âge des ouvrières

Les jeunes ouvrières de *Leptothorax nylanderi* sont plus facilement inhibées que les vieilles. Chez *Messor ebeninus* ce sont au contraire les vieilles ouvrières qui pondent le moins. Mais l'étude la plus complète est celle réalisée par Smeeton (1981) chez *Myrmica rubra*. Une étude attentive du cycle montre que les mâles qui sont originaires de larves hivernantes ne peuvent provenir que d'œufs pondus au milieu de l'été précédent. Or, au-dessus de 15°, les reines pondent toujours des œufs fécondés ce qui amène à penser que les ouvrières sont à l'origine des œufs mâles. Pourtant ces ouvrières ne pondent habituellement pas d'œufs fertiles en présence de leur reine : elles n'émettent alors que des œufs alimentaires inaptes à se développer (Brian et Rigby 1978). Smeeton a résolu cette contradiction apparente de la manière suivante : en offrant comme nourriture aux Fourmis des drosophiles trempées dans des colorants, on peut obtenir la ponte d'œufs colorés de diverses manières car les particules de teinture après avoir transité par les glandes annexées au tube digestif, puis par l'hémolymph et enfin par le corps gras, se retrouvent dans le vitellus des œufs. C'est ainsi que le Noir Soudan colore les œufs en bleu pendant sept semaines et l'on peut obtenir des pontes roses, mauves... en combinant les colorants. En nourrissant séparément les ouvrières et les reines d'une société avec des teintures différentes, puis en les réunissant, on peut déterminer l'origine des œufs. Smeeton récolte ainsi trois sortes d'œufs : des œufs reproducteurs roses provenant des reines colorées par une teinture rouge, des œufs alimentaires bleus pondus par les ouvrières colorées par le Noir Soudan et enfin des œufs reproducteurs blancs : or la ponte de

ces derniers coïncide avec l'éclosion des nouvelles ouvrières au printemps ; ces œufs non colorés donneront une génération de mâles l'année suivante. Ainsi, les ouvrières nouvellement nées échappent à l'inhibition royale et pondent des œufs reproducteurs non fécondés qui sont à l'origine des mâles de la société. En prenant de l'âge, ces ouvrières deviendront sensibles à l'inhibition royale et ne produiront quasiment plus que des œufs alimentaires. Dans une société de *Myrmica rubra*, les ouvrières les plus âgées, reconnaissables à leurs mandibules très usées, pondent très peu d'œufs reproducteurs.

d) La reine exerce un contrôle absolu

Dans de nombreux cas la reine maintient sa pression inhibitrice tout au long de l'année et de sa vie. Les ouvrières ne pondent donc pas dans les conditions naturelles, au moins tant que la reine n'est pas détruite. Par contre après orphelinage, en laboratoire par exemple, les ouvrières émettent des œufs, souvent en nombre considérable.

La réalité du phénomène

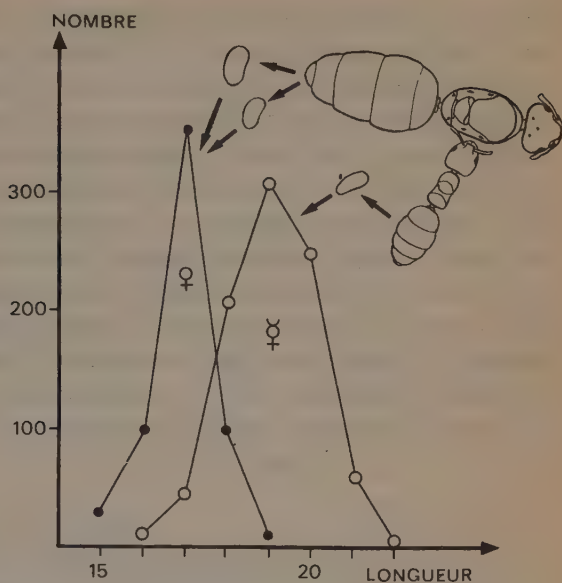
Lorsque les œufs des deux castes diffèrent par leur taille, il suffit de dresser un histogramme des longueurs à partir d'échantillons prélevés dans la nature pour s'assurer que seules les reines pondent. C'est le cas de *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian 1966) ou de *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1969a, fig. 17), de *Tetraponera ledouxi* (Terron 1970) ou d'*Aphaenogaster subterranea* (Bruniquel 1972).

Lorsque les œufs ont la même taille la difficulté augmente. On peut vérifier la réalité de l'inhibition en s'assurant, par la dissection d'échantillons représentatifs, que les ovaires des ouvrières ne contiennent pas d'ovocytes mûrs et en particulier d'ovocytes chorionnés. Ce cas se rencontre chez divers *Camponotus* (Benois 1969 ; Dartigues et Passera 1979).

On peut aussi utiliser la durée du délai de ponte ou temps de réponse, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre la mise en élevage de la société complète ou de la société orpheline et l'apparition du premier œuf. Alors qu'il est très court ou nul dans le premier cas, la reine n'arrêtant pas sa ponte, il est long dans le deuxième, les ouvrières inhibées exigeant du temps pour mûrir leurs œufs. Cette technique a été utilisée par Bier (1954b, 1956), Delage (1967) et Mamsch (1968) chez divers *Leptothorax*, *Messor capitatus* et *Myrmica ruginodis*.

Pour sa part, Wilson (1976a) se base sur le fait que seules les sociétés orphelines de *Zacryptocerus varians* produisent des mâles pour estimer que la ponte d'ouvrières est bloquée par la reine.

Fig. 17 : Histogramme de la longueur des œufs pondus par les femelles de *Plagiolepis pygmaea*. A gauche les œufs pondus par les reines ; ce sont les seuls trouvés dans les sociétés complètes. A droite les œufs reproducteurs pondus par les ouvrières orphelines après levée de l'inhibition royale (modifié d'après Passera, 1969).



Rythme de ponte et fécondité

Il semble assez général que les ouvrières pondent par vagues successives. Chez *Tetraponera* la ponte s'étale sur plus de cinq mois avec deux poussées successives, la première toujours plus importante que la deuxième. Le nombre de vagues peut atteindre cinq chez *D. quadripunctatus* avec toujours une fécondité plus importante pour la première. Chez *P. pygmaea* on a pu compter au cours d'un cycle de ponte durant 74 jours, sept vagues successives d'une durée de quatre à sept jours chacune. Il est à noter que, d'une part le nombre d'œufs récoltés au cours de chaque poussée de ponte va en diminuant, passant par exemple dans le cas présent de 71 à 10 et que, d'autre part l'intervalle séparant chaque vague s'allonge : de 3 jours au début il atteint 11 jours à la fin. Tout ceci traduit un épuisement progressif.

La fécondité par ouvrière n'est jamais très élevée : de 2 à 3 œufs par ouvrière chez *T. ledouxi*, 1 à 2 chez *D. quadripunctatus*, de 0,3 à 0,6 chez *C. aethiops*.

Les chiffres proposés par Bier (1953) concernant onze espèces appartenant aux genres *Camponotus*, *Lasius*, *Formica*, *Myrmica*, *Aphaenogaster* et *Leptothorax* sont comparables. Ils s'étagent de 0,10 œuf/ouvrière (*Formica fusca*) à 5,36 (*Leptothorax unifasciatus*). On est évidemment loin de la

fécondité enregistrée chez les reines mais ces faibles valeurs sont compensées par le nombre souvent élevé des ouvrières pondueuses.

Bier fait observer que la fécondité ne semble pas en rapport avec le nombre d'ovarioles puisque *Formica pratensis* avec une moyenne de quatre à huit ovarioles a une fertilité moindre que *Leptothorax unifasciatus* qui ne compte que deux ovarioles. Par contre, il existe une corrélation entre la fécondité et le rapport nombre d'ovarioles chez la reine / nombre d'ovarioles chez les ouvrières. Plus le rapport est faible, c'est-à-dire plus les ovaires de la reine et de ses ouvrières sont semblables, plus la ponte ouvrière est abondante. Chez *Lasius niger* où la reine possède 60 à 80 ovarioles et l'ouvrière 2 à 4 la fécondité par ouvrière n'est que de 0,26 œuf. Chez *Leptothorax unifasciatus* où l'on compte seulement 4 à 8 ovarioles chez la reine et 2 chez l'ouvrière la fécondité atteint 5,36 œufs par ouvrière.

Le nombre social

La ponte n'est effective que si un minimum d'ouvrières vivent ensemble. Le chiffre le plus faible se rencontre chez *T. ledouxii* qui pond à partir de trois ouvrières et même de deux si on ajoute une larve. Chez *P. pygmaea* ou *C. aethiops* ce nombre social est voisin de 15 ; il s'élève à 30 pour *D. quadripunctatus* et dépasse 50 pour *C. vagus*.

Rôle de l'hibernation

La capacité à pondre varie fortement en fonction de la saison. Elle est fonction de la proximité de l'hibernation. On peut la mesurer de deux manières : soit en déterminant le temps de maturation, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre l'orphelinage des ouvrières et le dépôt du premier œuf, soit en calculant le pourcentage d'élevages producteurs d'œufs. Chez *P. pygmaea* le temps de maturation passe de 17 jours en février à 60 jours en septembre ; le pourcentage d'élevages fertiles atteint pour sa part 100 % en janvier et tombe à 12 % en août (fig. 18). Ainsi l'ovogenèse est accélérée au maximum quand l'ouvrière vient de subir une période de froid intense pendant laquelle l'ovaire était mis en repos. Elle devient de plus en plus longue au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la période d'hibernation pour atteindre un sommet après les fortes chaleurs estivales.

Rôle des larves

Leur action est complexe. Chez *Myrmica ruginodis* (Mamsch 1965, 1967 ; Mamsch et Bier 1966) les larves ont une forte action inhibitrice sur la

fécondité ouvrière. La ponte est totalement bloquée à partir d'un rapport nombre d'ouvrières /nombre de larves $\leq 1,5$. L'effet est presque immédiat : en 48 heures la ponte s'arrête ; elle reprend deux jours plus tard si l'on enlève les larves.

Les larves ont un rôle analogue chez *Camponotus aethiops* (Dartigues et Passera 1979) : des sociétés de 60 ouvrières produisent en moyenne 38 œufs si on les enlève avant l'éclosion. Elles n'en produisent plus que la moitié si on laisse éclore les œufs : la ponte s'arrête brusquement à l'apparition des jeunes larves. On peut aussi empêcher toute ponte ouvrière en ajoutant régulièrement des larves à l'élevage.

Dans ces deux cas, les larves exercent une action inhibitrice parfaitement comparable à celle manifestée par les reines.

Chez d'autres espèces, au contraire, la présence de larves, favorisant le regroupement des ouvrières, stimule la ponte et diminue le temps de réponse (*P. pygmaea*, *T. ledouxii*).

L'action des larves est parfois complexe : en petit nombre elles stimulent la ponte des ouvrières alors qu'elles la freinent lorsqu'elles deviennent plus nombreuses. C'est ce que l'on rencontre chez *Myrmica rubra* (Smeeton 1981).

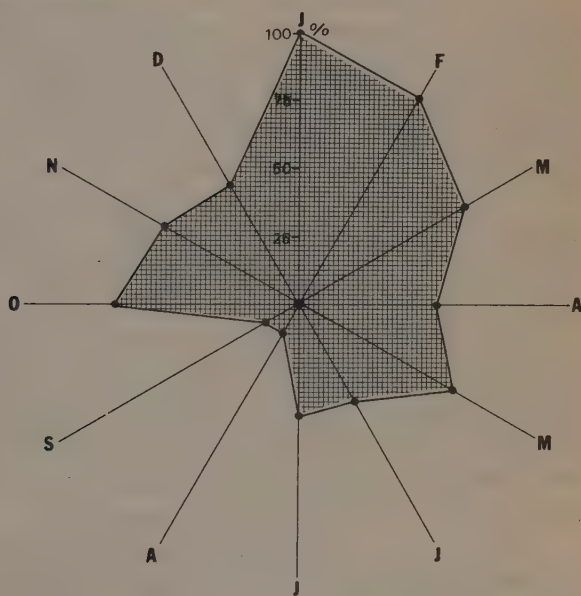


Fig. 18 : Rôle de l'hibernation dans l'aptitude des ouvrières à pondre (*Plagiolepis pygmaea*). Le pourcentage d'élevages d'ouvrières orphelines pondeuses atteint les plus hautes valeurs à la sortie de l'hibernation (janvier à mars) (d'après Passera, 1969).

Le polymorphisme des ouvrières

Toutes les ouvrières n'ont pas des potentialités égales en ce qui concerne la ponte. L'existence de sous-castes avec ouvrières *minor* et ouvrières *major* entraîne des disparités dans la fonction reproductrice qui seront étudiées dans le chapitre consacré au polyéthisme.

L'inhibition des reines parasites

On trouve parfois chez *P. pygmaea* les représentants de deux Fourmis parasites sociaux : *Plagiolepis xene* et *Plagiolepis grassei*. Les Fourmis parasites sociaux sont caractérisées par leur inaptitude à fonder de nouvelles sociétés et à élever leur propre descendance. Elles vivent obligatoirement au sein d'une espèce hôte se faisant nourrir par ses ouvrières ; leurs larves sont mélangées à celles de l'hôte et nourries par les ouvrières de l'hôte.

Plagiolepis xene possède des reines de petite taille en nombre très important puisque souvent supérieur à 100. Elle est caractérisée par l'absence totale d'ouvrières, l'espèce se réduisant par conséquent aux sexués reproducteurs : les reines permanentes dans les nids et les mâles dont la présence est limitée à la période de reproduction (Stumper et Kutter 1952 ; Le Masne 1956b ; Passera 1964).

Des élevages mixtes ouvrières *P. pygmaea*-reines *P. xene* ont été réalisés en sortie d'hibernation, c'est-à-dire à une époque favorable à la ponte des ouvrières. Le nombre des reines *P. xene* a varié de 1 à 50. Dans tous les cas les ouvrières *pygmaea* ont pondu : leurs œufs se différencient très bien par leur longueur de ceux des reines parasites. Ainsi même rassemblées en grand nombre, les reines parasites *P. xene* ne sont pas inhibitrices de la ponte des ouvrières *pygmaea* contrairement aux reines de l'hôte (Passera 1969c).

P. grassei (Le Masne 1956b ; Passera 1968) possède ses propres ouvrières en petit nombre présentant quelques caractères les rapprochant des reines (*gynécoïdie*) : présence de trois ocelles, thorax élargi avec parfois des rudiments d'ailes.

Cette fois, dans les élevages mixtes ouvrières *pygmaea*-reines *grassei* les œufs sont pondus uniquement par la ou les reines *grassei* (Passera 1969c). Comme la reine hôte, celle de *grassei* inhibe la ponte des œufs reproducteurs chez les ouvrières *pygmaea*. Ainsi les deux parasites sociaux d'une même espèce ont des actions diamétralement opposées. L'un est sans effet sur la ponte de l'hôte, l'autre est inhibiteur.

Par contre, les ouvrières du parasite *grassei*, malgré leur gynécoïdie, ne sont pas inhibitrices. Le statut d'ouvrière n'est pourtant pas obligatoirement une barrière à l'acquisition d'un pouvoir inhibiteur de type royal. Hung

(1973) le démontre chez les Fourmis esclavagistes *Formica pergandei* et *Polyergus breviceps*. On sait que les Fourmis esclavagistes sont incapables d'élever leur progéniture. Régulièrement, elles organisent des raids en direction d'une espèce indépendante dont elles pillent les cocons. Ramenés au nid, ces cocons éclosent et donnent naissance à des ouvrières esclaves qui soignent et nourrissent adultes et couvain de l'espèce esclavagiste.

Les reines des esclavagistes *F. pergandei* et *P. breviceps* réduisent de façon classique le développement des ovaires de leurs propres ouvrières mais aussi celui de l'espèce esclave *F. canadensis*, exactement comme les reines de *P. grassei* inhibent la reproduction des ouvrières de *P. pygmaea*. Mais la nouveauté est qu'ici, en l'absence de reines des esclavagistes, les ouvrières esclavagistes prennent leur relais : elles pondent - leurs œufs se développant en mâles - mais inhibent la ponte des ouvrières de l'espèce esclave. Des ouvrières peuvent donc être inhibitrices exactement comme le sont les reines.

Dans tous ces exemples de contrôle royal absolu et continu, les mâles ne peuvent avoir pour origine que la ponte non fécondée de la reine sans que l'on connaisse parfaitement les causes qui décident de la fécondation ou de la non fécondation de l'œuf. Les mâles ne peuvent être engendrés par les ouvrières que si à la suite d'un accident la société est privée de sa ou de ses reines, supprimant du même coup l'inhibition royale.

e) Le déterminisme de l'inhibition royale

Nous examinerons ce problème plus à fond lors du chapitre réservé à l'étude de la détermination des castes où nous verrons là encore le rôle inhibiteur des reines sur l'apparition des nouveaux sexués. Il est évident que les deux inhibitions royales portant, l'une sur l'élaboration de nouvelles reines, l'autre sur la ponte des ouvrières, procèdent de la même cause. Il semble raisonnable d'admettre l'intervention d'une ou plusieurs substances chimiques inhibitrices élaborées par la reine et transmises aux ouvrières ; nous verrons toutefois que leur réalité n'a pu être démontrée que dans le cas de *Plagiolepis pygmaea* et dans celui de *Monomorium pharaonis*. Leur action peut d'ailleurs être renforcée par des stimulations sensorielles de la reine sur ses ouvrières (*Dolichoderus quadripunctatus*, *Odontomachus triglodytes*) ou par des signaux topographiques liés à l'image de la reine entière *Myrmica rubra*).

3. L'HAPLODIPLOÏDIE ET SES CONSÉQUENCES

Nous avons déjà évoqué la particularité génétique des Fourmis qui fait que les mâles sont issus d'œufs non fécondés haploïdes et les femelles d'œufs

fécondés diploïdes. Ce système haplodiploïde a donné lieu à l'élaboration d'une théorie originale concernant les ressemblances génétiques au sein des Hyménoptères sociaux.

a) La théorie d'Hamilton (1964, 1972)

Considérons un couple de parents (la reine et le mâle) et leur descendance (fig. 19).

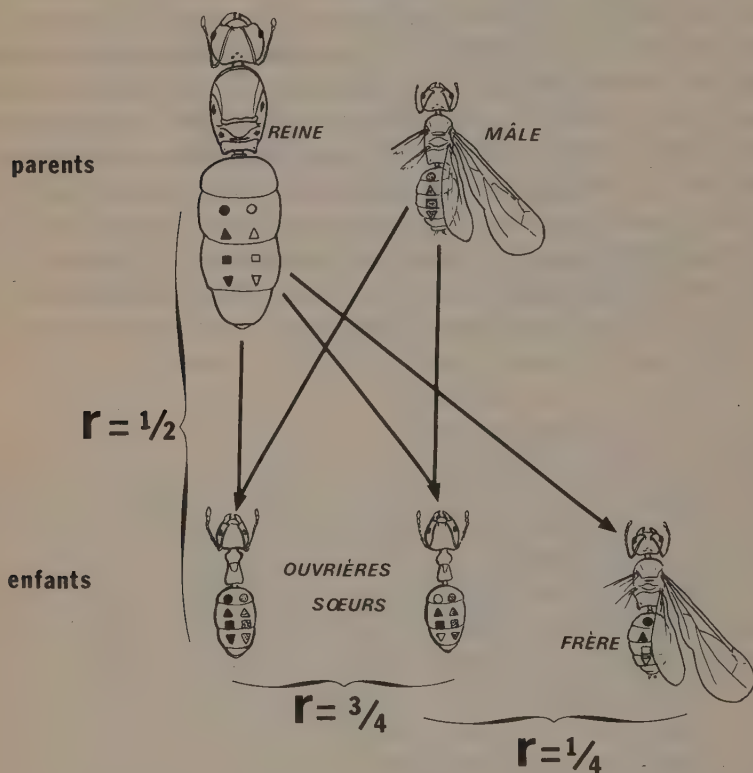


Fig. 19 : La théorie d'Hamilton. Les femelles (reines et ouvrières) provenant d'œufs fécondés ont deux séries de gènes alors que les mâles provenant d'œufs vierges n'en possèdent qu'une. On a représenté ici les diverses paires de gènes par des formes différentes ; les couleurs indiquent comment les gènes ont été réassortis lors de leur transmission aux enfants. Le coefficient de liaison r (proportion moyenne de gènes communs) entre ouvrières sœurs est de $3/4$ puisque chacune reçoit la totalité du stock du père et la moitié du stock de la mère. Entre reine mère et ouvrière fille $r = 1/2$ et entre frère et sœur il n'est que de $1/4$. Il y a donc plus de gènes en commun entre sœurs qu'entre mère et fille ($3/4$ contre $1/2$) ou entre mère et fille ($1/2$) qu'entre sœur et frère ($1/4$). C'est peut-être ce qui amène les ouvrières à refuser toute descendance pour se consacrer à l'élevage de leurs sœurs.

- le fils du fait de la parthénogenèse arrhénotoque hérite la moitié du stock chromosomique de la mère seule ;
- les deux filles (les ouvrières) possèdent le stock chromosomique du père en entier plus la moitié de celui de la mère.

Comparons à présent entre elles deux filles de la descendance (ouvrières sœurs) : le coefficient de liaison ou de parenté r (proportion moyenne de gènes communs) est $(1/2) \times (1/2) + (1/2 \times 1) = 3/4$; si l'on compare à présent la mère et la fille (la reine et l'ouvrière) le coefficient de parenté n'est plus que $1/2$.

Ainsi une ouvrière est plus étroitement apparentée à ses sœurs ($r = 3/4$) qu'à sa mère ($r = 1/2$). Si ces ouvrières ont une descendance, selon le même principe elles n'auront que la moitié des chromosomes en commun avec leurs filles. Hamilton en déduit que dans une société où les femelles continuent à pondre après la naissance des premières filles, la valeur des coefficients de parenté incite ces filles à s'occuper de leurs sœurs et non à assurer leur propre descendance. Autrement dit, toutes choses égales par ailleurs, pour optimiser la perpétuation des gènes qu'elle porte, la fille doit rester avec la mère et soigner ses sœurs plutôt que quitter le nid pour élever ses propres filles. *Le système génétique des Hyménoptères favorise donc bien l'existence de femelles stériles - les ouvrières - se consacrant à l'élevage de leurs sœurs.*

b) Les expérimentations de Trivers et Hare (1976)

La comparaison du coefficient de parenté entre frère et sœur amène une autre observation (*fig. 19*) : $1/4$ des gènes leur sont communs alors que $r = 3/4$ entre sœurs. Les ouvrières, sont donc génétiquement plus proches de leurs sœurs que de leurs frères, c'est-à-dire des mâles de la société ; de même qu'elles ont intérêt génétiquement à s'occuper plutôt de leurs sœurs que de leurs filles, elles devraient avoir « intérêt » à s'occuper plus de leurs sœurs que de leurs frères. En est-il réellement ainsi dans la fourmilière ?

Trivers et Hare (1976) ont tenté de vérifier expérimentalement cette proposition. Le calcul génétique indique qu'en cas de sex-ratio équilibrée de la descendance, l'ouvrière y perd en termes d'optimisation de ses gènes. A priori la bonne proportion assurant la perpétuation des gènes est celle qui assure une sex-ratio proportionnelle au rapport des degrés de parenté, soit $3/4-1/4$, c'est-à-dire 3 reines pour 1 mâle. Les deux auteurs ont donc sélectionné une vingtaine d'espèces pour lesquelles on possède la composition des essaims lors de l'envol des sexués. En fait, il ne suffit pas de dénombrer les sexués mâles et femelles produits ; il faut tenir compte du fait que chez les Fourmis la reine est plus grosse que le mâle, donc exige un apport de nourri-

ture plus important, ce qui entraîne un coût de production plus élevé. Ils calculent donc le rapport des poids (poids des reines ailées / poids des mâles dans l'essaim). Ce rapport est effectivement en moyenne voisin de trois pour un. Ces valeurs vérifient donc l'hypothèse.

c) Les fondements de la théorie sociobiologique de Wilson

Les processus que l'on vient d'envisager aboutissent donc à ce que la proportion de certains gènes par rapport à leurs allèles sera amenée à augmenter au sein d'une population grâce à l'action particulière de certains individus qui, par leur comportement, favorisent la reproduction de leurs proches parents. C'est ce que l'on appelle la *sélection de parentèle* ou *kin selection*. Dans le cas présent, l'ouvrière de Fourmi bien que stérile, peut faire augmenter la proportion de ses propres gènes dans la société grâce à son *comportement altruiste* envers sa mère et ses sœurs : la renonciation à sa propre descendance n'est qu'une habile manœuvre destinée à favoriser ses propres gènes. Un acte altruiste dont la réalisation semble suicidaire devient au contraire sur le plan de l'espèce en cause nettement bénéfique.

Dans ce cas précis il est en effet possible de relier un comportement à une réalité génétique. Wilson (1975d) trouve là le meilleur argument pour présenter sa *théorie sociobiologique* qui se propose d'étudier systématiquement les bases biologiques de tous les comportements sociaux. Avec les Fourmis, il dispose d'un matériel permettant de démontrer l'importance de l'hérédité dans le comportement.

Les développements poussés par Wilson d'abord vers les Mammifères, puis finalement vers l'Homme, la sociobiologie étant en fait « une approche nouvelle pour comprendre les fondements de la nature humaine », sortent bien sûr du cadre d'un ouvrage consacré aux Fourmis. A fortiori les arguments que peuvent en tirer les hommes politiques pour privilégier ou condamner telle ou telle doctrine sociale n'ont pas leur raison d'être ici. Mais même en restant sur le plan strictement entomologique la théorie d'Hamilton, clef de voûte de la sociobiologie, n'est pas sans susciter de nombreuses réserves.

d) Critiques de la théorie d'Hamilton

Il faut d'abord remarquer que si les Hyménoptères sociaux (Fourmis, guêpes, abeilles, bourdons) présentent le phénomène de l'haplodiploïdie, chez les termites il n'en n'est pas de même. Or, les ouvriers femelles des ter-

mites ne pondent pas et pratiquent l'altruisme ; ils n'ont pourtant aucun gain génétique à soigner la descendance de la reine plutôt que la leur.

Même sans quitter le domaine des Fourmis, Le Masne (1980) relève de nombreux faits qui sont en contradiction avec la théorie d'Hamilton.

Les reines de Fourmis sont très souvent fécondées par plusieurs mâles. Les ouvrières nourrices ne soignent donc pas toujours leurs sœurs, mais leurs demi-sœurs, plus éloignées génétiquement.

De même il y a très souvent cohabitation de plusieurs reines fécondes (polygynie) ; dans ce cas également les ouvrières soignent des larves qui n'ont rien de commun avec elles puisque nées de mère et de père différents.

On connaît aussi des exemples de fusion de sociétés étrangères appartenant à la même espèce ; là encore les soins ne sont pas réservés à la stricte parenté.

Enfin il faut évoquer les Fourmis « parasites sociaux » dont nous avons déjà parlé : une reine étrangère pénètre dans une société et fait élever ses œufs et ses larves par les ouvrières de l'espèce d'accueil ; il n'y a pourtant aucun lien de parenté entre hôte et parasite.

Tous ces exemples, sans remettre en cause la réalité de l'haplodiploïdie, en diminuant fortement le rôle causal dans les manifestations altruistes des ouvrières.

II. LES ŒUFS ALIMENTAIRES DES OUVRIÈRES

Il arrive parfois, au cours d'observations prolongées, que l'on surprenne un adulte ou une larve de la fourmilière mangeant un œuf ; le plus souvent il s'agit de ce qu'il est convenu d'appeler un « œuf alimentaire ». Ce terme créé par Autuori (1956) désigne une production de l'ovaire, non viable, plus ou moins dégénérée et consommée par les membres de la colonie.

Ils ne sont jamais ajoutés au tas d'œufs comme le sont les œufs ordinaires des reines. Voici par exemple une séquence observée chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1969a) : une ouvrière pond en recourbant l'abdomen entre ses pattes, un œuf de petite taille. Une autre ouvrière s'en empare avant qu'il soit tout à fait sorti des voies génitales et le pose sur une larve qui le laisse tomber. Repris par l'ouvrière, il est transporté sur une larve plus âgée et posé sur la région céphalique. La larve suce le contenu de l'œuf ainsi qu'en témoigne le va-et-vient perceptible décrit par la région buccale. L'opération dure plusieurs minutes, puis une ouvrière reprend l'œuf et le pose sur une troi-

sième larve, plus jeune, qui le suce à son tour. Une quatrième larve finit de le vider et 15 minutes environ après le début de la séquence il ne reste qu'une mince pellicule vide et ratatinée. Entre chaque repas les ouvrières maintiennent l'œuf à l'aide des pattes antérieures et le triturent avec leurs mandibules. Le déroulement de cette séquence n'est pas formel ; le cycle aboutit toujours à la consommation de l'œuf mais il peut être plus ou moins bref.

Chez *Myrmecia forceps* (Freeland 1958) l'œuf alimentaire est offert par l'ouvrière pondeuse à des larves de taille quelconque mais il reste maintenu par les mandibules de l'ouvrière donneuse au-dessus des pièces buccales de la larve ; la présentation de l'œuf aux larves, à la reine ou à d'autres ouvrières paraît être une séquence invariable (fig. 20).

Le plus souvent cet œuf est d'une taille nettement inférieure à celle de l'œuf reproducteur pondu par la même ouvrière : c'est le cas chez *Plagiolēpis pygmaea* (Passera 1966) où il mesure en moyenne 0,24 mm contre 0,46 mm pour l'œuf reproducteur, chez *Messor capitatus* (Delage 1968), *Leptothorax* (Le Masne 1953a), *Aphaenogaster subterranea* (Bruniquel 1972), *Formica pergandei* (Hung 1973), *Temnothorax recedens* (Dejean 1974), *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian 1978).

Chez d'autres espèces sa taille est identique à celle de l'œuf reproducteur : *Myrmecia forceps* (Freeland 1958), *Myrmica rubra* (Brian 1953), *Atta laevigata* (Bazire-Bénazet 1970).

En dehors de leur taille, les œufs alimentaires se reconnaissent à leur forme irrégulière, à leur aspect élastique ; chez *Myrmecia forceps*, la subs-

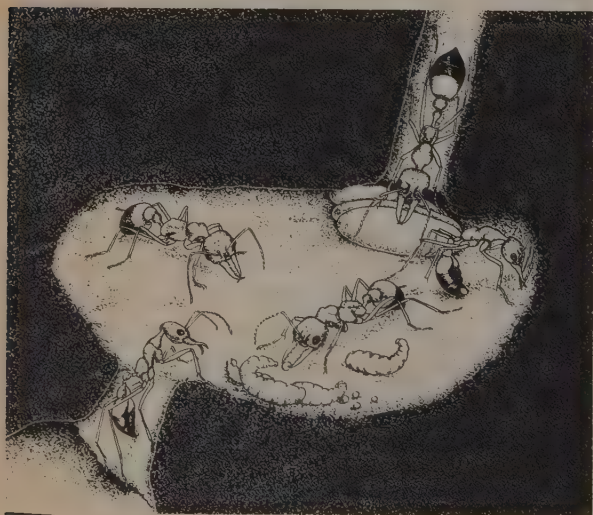


Fig. 20 : Les œufs alimentaires. Ce sont des œufs émis par les reines ou les ouvrières ; ils ne se développent jamais et sont dévorés principalement par les larves de la société. L'ouvrière de *Myrmecia gulosa* située à l'extrême droite pond un œuf alimentaire en recourbant son abdomen entre ses pattes. Celle du milieu en offre un autre à une larve (d'après Wilson, 1971).

tance visqueuse qui les compose semble parfois devoir sa cohésion à la simple tension superficielle. Ceux de *Plagiolepis* ou de *Myrmica* sont flasques et chez *Dolichoderus quadripunctatus* ou *Harpagoxenus americanus* (Stuart 1981) ils se présentent comme des gouttelettes fluides.

Dans le cas où ils semblent dépourvus d'enveloppe (*Myrmecia*, *Dolichoderus*, *Harpagoxenus*) toute possibilité de stockage est exclue. Chez les autres Fourmis, l'existence d'un chorion plus ou moins épais autorise leur accumulation dans le nid pendant plusieurs jours (*Plagiolepis*) mais même alors ils ne donnent jamais naissance à des larves. Ils sont donc incapables d'effectuer leur embryogenèse. D'ailleurs, plongé dans de l'huile de paraffine et observés au microscope quelques jours plus tard, ils ne montrent aucune organisation de l'embryon ; au contraire, des œufs reproducteurs placés dans les mêmes conditions montrent une bandelette germinative.

L'étude histologique menée chez *Plagiolepis* (Passera *et al.* 1968) a révélé qu'ils résultent d'une ovogenèse anormale marquée par des phénomènes de dégénérescence affectant d'abord les cellules nourricières et l'épithélium folliculaire qui s'aplatit (*fig. 21*). L'ovocyte lui-même subit certaines transformations : de grandes vacuoles apparaissent et le vitellus se dispose en gros globules. La dégénérescence précoce de l'épithélium folliculaire rend impossible le dépôt d'un véritable chorion tel qu'il existe dans les œufs normaux ; l'œuf alimentaire est alors expulsé, entouré de la seule membrane vitelline dont la finesse explique les déformations notées. Chez trois autres espèces au moins (*Myrmecia*, *Dolichoderus* et *Harpagoxenus*) les anomalies sont encore plus fortes puisque l'œuf est réduit à une seule goutte de vitellus émise sans la protection d'aucune enveloppe. C'est d'ailleurs ce qui a conduit Torossian à appeler (1966) la production des *Dolichoderus* « aliment proctodéal » ; ce n'est qu'après une étude histologique (1978) qu'il a pu déterminer la nature exacte de ces gouttelettes extrêmement fluides. Il existe même des cas (*Formica rufa*, *Camponotus ligniperda*) où l'œuf, après rupture de l'épithélium folliculaire et de la paroi de l'ovariole, est directement réabsorbé par le milieu intérieur de l'ouvrière elle-même (Weyer 1928).

L'émission des œufs alimentaires par les ouvrières offre une différence fondamentale avec celle des œufs reproducteurs par ces mêmes ouvrières. En effet, les premiers sont émis librement en présence de la reine fécondée de la société alors que les derniers font l'objet d'une censure royale. Lorsque l'inhibition royale est totale et constante comme chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1969a), *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian 1966), *Aphaenogaster subterranea* (Bruniquel 1972) ou *Zacryptocerus varians* (Wilson 1976a), l'émission des œufs alimentaires est la seule possibilité offerte aux ouvrières pour manifester leur appartenance au sexe femelle ; encore faut-il

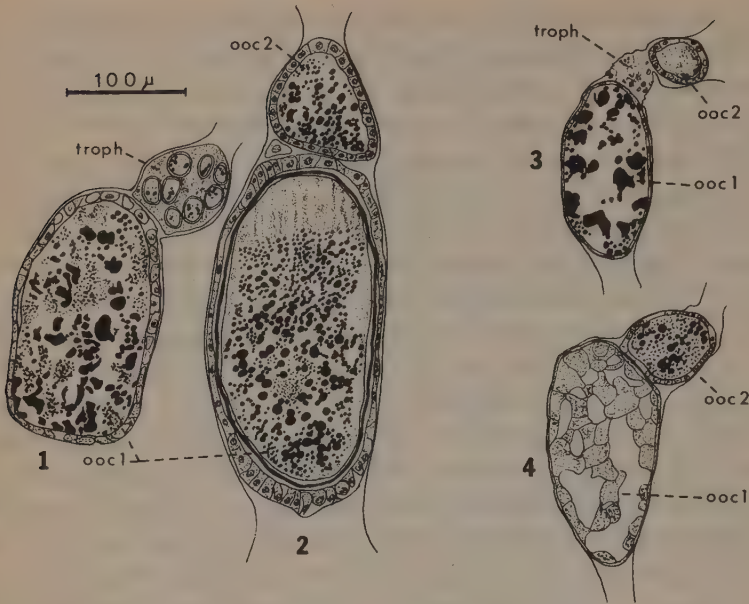


Fig. 21 : La formation de l'œuf alimentaire chez *Plagiolepis pygmaea*. En 1 et 2 formation de l'œuf reproducteur. En 3 et 4 formation de l'œuf alimentaire: elle est marquée par la dégénérescence précoce de l'épithélium folliculaire et des trophocytes (cellules nourricières). En 4, l'œuf alimentaire avant la ponte apparaît dépourvu de chorion et entouré d'un épithélium très aplati. ooc. : ovocyte ; troph. : trophocytes (d'après Passera, 1969).

remarquer que même l'émission des œufs alimentaires est freinée par l'inhibition royale ; chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1978b), des sociétés de 500 ouvrières produisent en 33 jours une moyenne de 34 œufs alimentaires en présence de la reine normale et aucun œuf reproducteur ; elles émettent 152 œufs alimentaires plus 24 œufs reproducteurs si le pouvoir inhibiteur de la reine est fortement altéré par le lavage de la substance inhibitrice dont nous parlerons plus loin ; enfin si la reine est éliminée, on obtient seulement dix œufs alimentaires et 210 œufs reproducteurs (fig. 22). Autrement dit, en présence d'une reine fonctionnelle, l'ovaire de l'ouvrière parvient à élaborer quelques œufs alimentaires mais aucun œuf reproducteur. En supprimant une partie de la phéromone inhibitrice, on débloque partiellement l'ovaire de l'ouvrière et l'on obtient de nombreux œufs alimentaires et quelques œufs reproducteurs. Enfin, en cas d'élimination totale de la reine, le déblocage de l'ovaire de l'ouvrière est complet et il y a transformation ou conversion de l'œuf alimentaire en œuf reproducteur.

Le phénomène est semblable dans son principe dans le cas de reine à inhibition saisonnière comme chez *Temnothorax recedens* (Dejean 1974) : en début de saison lors de la reprise d'activité, l'inhibition royale est faible ; on trouve alors dans les nids de nombreux œufs reproducteurs des ouvrières et quelques œufs alimentaires. Mais au fil des semaines, l'inhibition va en se renforçant et elle devient totale au milieu de l'été ; les ouvrières ne pondent plus alors d'œufs reproducteurs ; par contre la ponte d'œufs alimentaires atteint son maximum.



Fig. 22 : Ponte des œufs reproducteurs et alimentaires par les ouvrières de *Plagiolipsis pygmaea* et censure royale. A gauche la reine est en pleine activité : les ouvrières ne pondent que quelques œufs alimentaires et aucun œuf reproducteur. Au milieu la reine a été privée de sa phéromone inhibitrice par lavage : les ouvrières émettent de nombreux œufs alimentaires et quelques œufs reproducteurs. A droite la reine est absente et l'inhibition est donc totalement levée : les ouvrières pondent quelques œufs alimentaires et surtout des œufs reproducteurs.

III. LES ŒUFS ALIMENTAIRES DES REINES

Lors des fondations, il n'est pas rare de remarquer la consommation de certains œufs par la reine sans que l'on sache toujours s'il s'agit d'œufs non viables destinés à l'alimentation ou bien d'œufs embryonnés choisis pour des motifs inconnus. L'existence de vrais œufs alimentaires a pourtant été prou-

vée chez la Fourmi champignonnette *Atta sexdens* (Bazire-Bénazet 1957), *Tetramorium caespitum* (Poldi 1963, 1965) ou encore *Solenopsis invicta* (Glancey *et al.* 1973a ; Cherix et Fletcher 1982).

Le cas des *Atta* est particulièrement remarquable : les œufs alimentaires sont plus gros que les œufs reproducteurs. Ils résultent d'un curieux phénomène de fusion de deux ovocytes successifs dans un même follicule ; il y a accolement des parois folliculaires de chacun des deux œufs et rejet des cellules nourricières intermédiaires. Enfin, la membrane vitelline séparant les deux œufs dans le follicule se rompt et disparaît achevant la préparation de cette curieuse omelette (fig. 23).

La situation de *Pheidole pallidula* est particulière car ici c'est la reine vierge qui émet des œufs alimentaires (Passera 1978a) de grande taille très facilement séparables des œufs pondus par les reines fécondées. Distribués à des sociétés avec ou sans larves ils disparaissent plus vite dans les premières : 70 % d'entre eux sont mangés dans les deux jours alors qu'il faut attendre plus de 5 jours s'il n'y a pas de couvain ; les larves constituent donc le consommateur préférentiel de ces œufs alimentaires. Ils sont pondus très régulièrement, à raison d'environ 5 œufs par jour pendant plusieurs mois si les reines ne sont pas fécondées dans l'intervalle.

Ces œufs se montrent rebelles à tout développement embryonnaire. Ils sont pourtant normalement constitués et lors de leur émission possèdent un noyau, un chorion, un micropyle et présentent une composition biochimique très proche de celle des œufs reproducteurs. En particulier aucune différence n'a pu être observée dans la distribution des protéines. Par contre ils possèdent beaucoup moins d'acides nucléiques que leurs homologues reproducteurs (Lorber *et al.* 1982).



Fig. 23 : Ovogenèse chez les reines des Fourmis champignonnettes du genre *Atta*. En 1, ovogenèse normale conduisant à la ponte d'un œuf reproducteur. En 2, il y a fusion de deux ovocytes successifs conduisant à l'élaboration d'un œuf alimentaire de grande taille. cn : cellules nourricières ; na : noyaux accessoires ; cf : cellules folliculaires ; ncn : noyaux des cellules nourricières ; oe : ovocytes ; ca : vers le calice (d'après Bazire-Bénazet, 1957).

L'étude histologique de l'ovogenèse ne donne aucune explication sur leur inaptitude à éclore mais montre toutefois des différences en rapport avec la taille de ces œufs et la cadence de ponte : l'ovariole des reines vierges est caractérisé par un ralentissement très important de la production des ovocytes : il n'y a que 2 ou 3 follicules par ovariole, contre 35 environ chez la reine fécondée, de même on ne trouve qu'un seul ovocyte en vitellogenèse dans le cas des œufs alimentaires contre 4 ou 5 dans le cas d'œufs reproducteurs (fig. 24) (Passera, Suzzoni et Grimal, 1978).

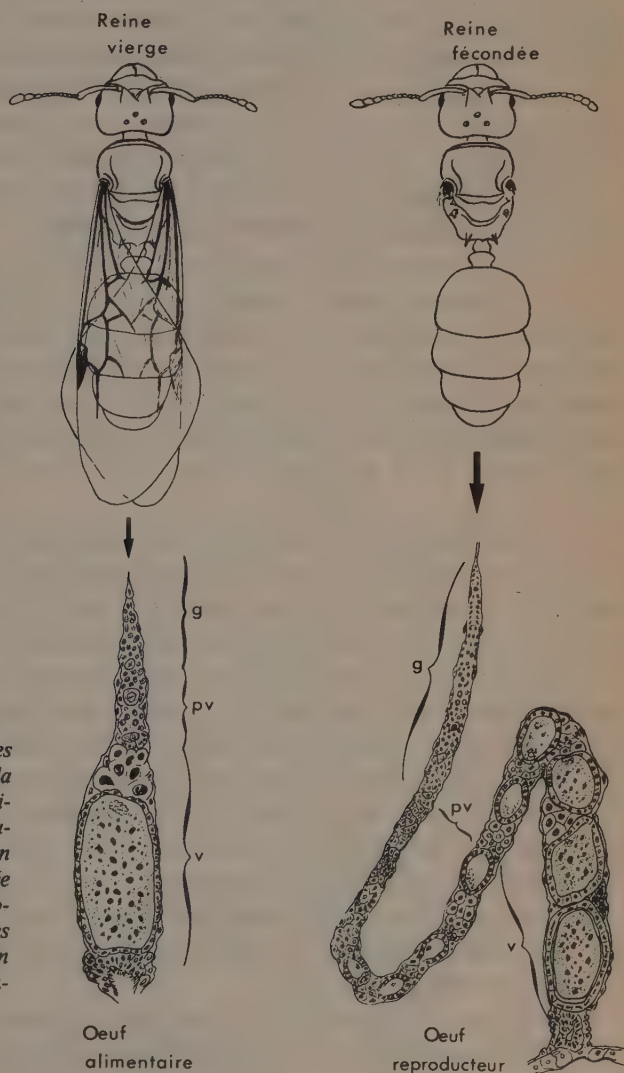


Fig. 24 : Ovogenèse chez les reines de *Pheidole pallidula*. A gauche la reine vierge pond des œufs alimentaires ; il n'y a que deux ou trois follicules par ovariole et un seul ovocyte en vitellogenèse. Chez la reine fécondée de droite, pondreuse d'œufs reproducteurs, il y a environ 35 follicules par ovariole et 4 ou 5 ovocytes en vitellogenèse (d'après Passera, Suzzoni et Grimal, 1978).

IV. RÔLE SOCIAL DES ŒUFS ALIMENTAIRES

On peut considérer avec Brian et Rigby (1978) que la production des œufs alimentaires est un moyen détourné employé par les reines pour contrôler la production des mâles puisqu'en leur présence les ouvrières ne peuvent plus émettre d'œufs reproducteurs haploïdes.

Mais leur fonction principale est bien alimentaire. Chez *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian 1959, 1966, 1979b) ils assurent la plus grande part de l'alimentation des larves de tous âges, mais aussi celle des reines, des ouvrières et des mâles ; c'est ainsi qu'une reine a reçu 11 œufs alimentaires en 34 minutes. Les quantités produites sont considérables puisqu'une seule ouvrière peut en produire environ 84 pendant un cycle de couvaison soit en moyenne 1,5 par jour. Leur nombre diminue d'ailleurs considérablement lorsqu'il n'y a plus de couvain dans la société.

Chez *Myrmica rubra* (Brian et Rigby 1978), ils constituent la nourriture spécifique des larves du premier stade bien qu'ils puissent être consommés par les larves plus âgées : la minceur de leur chorion est particulièrement bien adaptée à la petitesse des mandibules des larves nouvellement écloses. Ils favorisent la survie de ces jeunes larves : dans des lots d'ouvrières nourrices approvisionnées en œufs alimentaires, le taux de survie des larves du premier stade atteint 34 % alors qu'il tombe à 20 % en l'absence d'œufs alimentaires.

Leur valeur nutritive semble élevée puisque chez *Myrmica rubra* ils contiennent un taux de lipides et de protéines supérieur à celui des œufs reproducteurs. C'est peut-être pour cela que chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1969a) on les trouve en abondance dans les sociétés éleveuses de larves de reines. Ceux de *Pheidole pallidula* contiennent plus du double de protéines solubles que leurs homologues reproducteurs ; la production voisine de cinq unités par jour multipliée elle-même par le nombre de femelles ailées présentes dans le nid aboutit à l'émission quotidienne de plusieurs centaines de ces œufs, ce qui, joint à leur grande taille, constitue une source alimentaire substantielle pour le couvain. Chez *Tetramorium caespitum*, Poldi (1965) a réussi à élever entièrement artificiellement une larve d'ouvrière soustraite aux soins des nourrices en lui fournissant quotidiennement des œufs alimentaires pondus par une fondatrice : le développement larvaire a ainsi nécessité trente œufs alimentaires.

Ces œufs alimentaires ne semblent pas jouer de rôle dans l'orientation des larves par l'apport d'un déterminant particulier ; c'est ainsi que chez

Myrmica rubra on ne note pas de différences significatives dans l'aptitude pour les larves à entrer en diapause (ce qui marque une tendance à la sexualisation) ou à se nymphoser en ouvrières selon que des œufs alimentaires sont offerts ou non.

Un rôle particulier semble pouvoir leur être attribué chez *Harpagoxenus americanus* (Stuart 1981). Comme nous le verrons plus loin, les *Harpagoxenus* sont des Fourmis esclavagistes qui ont absolument besoin de capturer des ouvrières étrangères - les esclaves - pour entretenir leur couvain. Stuart a remarqué que la reine ou les ouvrières esclavagistes relèvent de temps à autre leur abdomen exactement comme le font les *Leptothorax* lors des postures d'appel que nous verrons plus tard et émettent des gouttelettes très fluides qui sont vraisemblablement des œufs alimentaires.

Les ouvrières esclaves - ici des *Leptothorax* - s'en emparent et les consomment. Ce comportement qui n'existe pas chez les *Leptothorax* libres et qui se déroule toujours dans le sens esclavagiste → esclave, pourrait jouer un rôle dans l'établissement et le maintien des relations étroites entre les deux espèces.

Le déterminisme de la caste

Les facteurs qui conditionnent la destinée d'une larve de Fourmi ont longtemps fait l'objet d'une profonde querelle entre les myrmécologues. Pour les uns, dont les chefs de file étaient Forel (1921) et Wheeler (1926), la caste était contrôlée par une série de *déterminants génétiques* contenus dans le noyau de l'œuf. Pour les autres, comme Emery (1894), la caste se réalisait après orientation des larves sous l'influence de la nourriture d'où le qualificatif de *trophogenèse* appliqué à cette théorie. Dans le premier cas il existerait donc deux types d'œufs : des œufs à évolution royale et des œufs à évolution ouvrière ; dans le deuxième cas, toutes les larves sont issues d'une seule catégorie d'œufs.

En fait, on ne connaît actuellement qu'un seul cas de déterminisme génétique : c'est celui de la Fourmi esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* étudié par Buschinger (1975b, 1978b). Il a montré l'existence d'un mécanisme génétique très simple responsable de la caste. La présence d'un allèle dominant *E* empêche qu'une larve femelle se transforme en reine ailée : elle donnera une reine ergatoïde ou une ouvrière. Par contre une larve homozygote pour l'allèle récessif *e* peut donner une ouvrière, un ergatoïde ou une reine ailée.

Ainsi dans tous les autres cas la caste échappe au contrôle génétique, ce qui ne signifie pas pour autant qu'elle ne peut se réaliser dès l'œuf : des facteurs blastogéniques de caractère cytoplasmique peuvent affecter l'œuf pendant l'ovogenèse ; leurs effets sont le plus souvent réversibles. On doit donc envisager un *déterminisme précoce* intervenant dès l'œuf et un *déterminisme plus tardif* intervenant pendant la vie larvaire.

Dans les deux situations les facteurs mis en jeu sont d'une part internes à la société d'autre part internes à l'individu. Par *facteurs internes à la société* on entend les facteurs de l'environnement climatique (température, possibilités alimentaires) et les facteurs dépendant de la société elle-même : sa composition, sa puissance trophique, le jeu des phéromones¹... Par *facteurs internes à l'individu* on entend essentiellement les causes hormonales découvertes récemment.

I. FACTEURS INTERNES A LA SOCIÉTÉ

1. ORIENTATION PRÉCOCE

a) Le cas de *Formica polyctena*

La découverte d'œufs préorientés chez la Fourmi rousse des bois (*Formica polyctena*) qui édifie de grands dômes de brindilles en forêts repose sur les observations de Gösswald et Bier (1953a,b, 1954a,b) et de Bier (1953, 1954a,b).

Le dimorphisme de l'ovogenèse

Au début du printemps, lorsque la température s'élève dans la fourmière, la reine gagne les couches supérieures et chaudes du nid et pond des œufs de grande taille. Ces œufs qui résultent d'une ovogenèse préparée depuis l'automne précédent sont appelés *œufs d'hiver*. Pour peu qu'ils soient convenablement soignés ils sont à l'origine de larves sexuées.

Après la ponte des œufs d'hiver, on note une interruption de plusieurs jours ou de plusieurs semaines. La reine regagne alors les couches plus profondes et plus fraîches du nid et pond des œufs de petite taille à un rythme plus lent. Cette ponte persiste jusqu'en juillet-août. De tels œufs dont l'ovogenèse se déroule donc en été sont appelés les *œufs d'été*. Quelles que soient les conditions d'élevage ils sont toujours à l'origine de larves ouvrières.

1. Les phéromones sont des sécrétions glandulaires comparables aux hormones mais qui au lieu d'être déversées dans la circulation, sont rejetées hors du corps. Ces substances chimiques olfactives sont perçues par les congénères appartenant à la même espèce que l'émetteur ; elles modifient le comportement et la physiologie du récepteur.

Les reines de *F. polyctena* pondent donc des œufs préorientés dont on a étudié les caractéristiques biochimiques.

Bier (1953, 1954a), Gösswald et Bier (1954a) remarquent que le pôle postérieur de l'œuf d'hiver possède un plasma polaire très développé qui forme une vésicule saillante (fig. 25). Bier (1962) considère qu'il s'agit d'ARN. Cette formation est bien moins développée dans les œufs d'été. Ce matériel est originaire des cellules nourricières de l'ovocyte. En même temps, Schmidt (1969 à 1977) a montré que l'œuf d'hiver après sa ponte est plus riche en ptéridine et en pigments impliqués dans la synthèse de l'ARN, que l'œuf d'été. En fait, on sait à présent (Schmidt 1982, 1984) que si les œufs d'hiver contiennent plus d'ARN que les œufs d'été c'est parce qu'ils sont plus

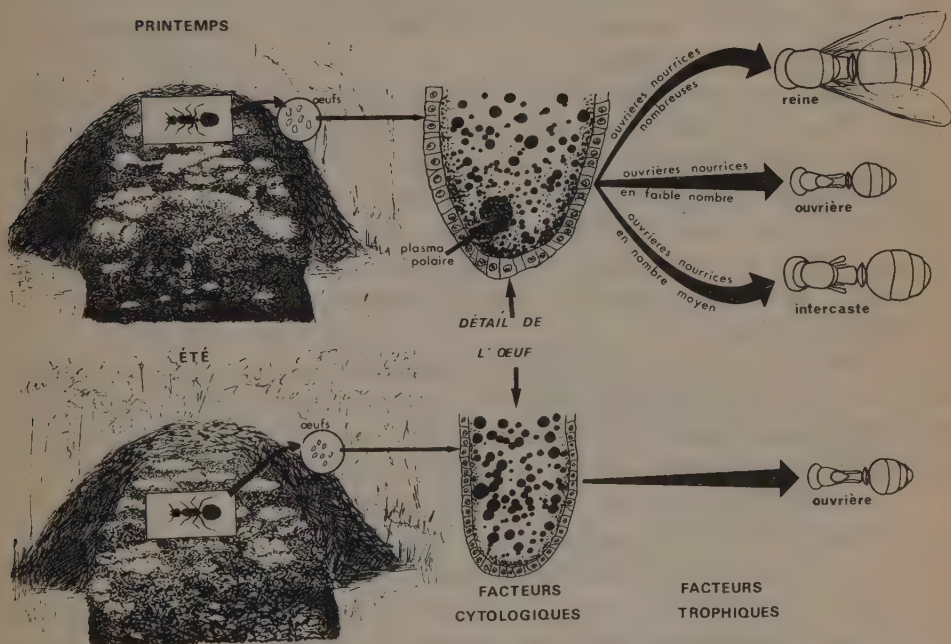


Fig. 25 : Déterminisme des castes chez la Fourmi rousse des bois *Formica polyctena*. Au printemps, les reines montent dans les zones superficielles du nid en dôme et pondent des œufs caractérisés par la présence d'un plasma polaire. Ces œufs sont bipotentiels et leur descendance dépend de la qualité de l'alimentation reçue. En été les reines pondeuses s'enfoncent dans les régions plus froides du nid et pondent des œufs sans plasma polaire. Ces œufs évoluent obligatoirement en ouvrières. Ainsi le déterminisme dépend d'abord de facteurs cytologiques hérités de l'organisme maternel, puis de facteurs trophiques affectant l'alimentation des larves (d'après les données de Gösswald et Bier, 1954 ; Bier, 1962 ; Schmidt, 1974).

gros : la concentration d'ARN par unité de volume y est la même. De même les deux types d'œufs possèdent des profils protéiniques comparables. Par contre, lors du développement embryonnaire, la synthèse d'ARN est plus forte dans les œufs d'été que dans les œufs d'hiver. Comme la synthèse d'ADN est la même pour les deux types d'œufs, le rapport ADN/ARN est de 15 % plus élevé dans les œufs d'hiver à la fin du développement embryonnaire. Peut-être ce fait a-t-il quelque importance lors du déterminisme des castes.

L'importance de l'alimentation

La caste ne sera définitivement fixée que 72 heures après la ponte, c'est-à-dire à la fin du premier stade larvaire (Gösswald et Bier 1954) ; tout va dépendre en effet des conditions d'élevage : si les œufs d'hiver - les seuls à être bipotentiels - sont élevés par plus de 1 000 ouvrières orphelines ils se développent en larves sexuées ; s'il y a moins de 1 000 ouvrières orphelines on obtient des larves ouvrières.

De même la présence des reines est un obstacle à la réalisation de nouvelles larves sexuées. Dans la nature, cet obstacle est levé grâce à un phénomène d'*isolement physiologique* des reines. Après avoir pondu comme nous l'avons vu leurs œufs d'hiver bipotentiels dans les parties élevées du dôme, les femelles s'enfoncent dans les couches profondes. Dans ces régions de basse température, les échanges sont ralentis et les ouvrières bien que visitant les femelles orienteront les œufs restés dans les couches supérieures vers la caste reproductrice.

Si l'on ajoute à ces observations que seules les ouvrières sortant d'hibernation sont aptes à élever des sexués on comprendra l'importance des facteurs alimentaires introduits par les ouvrières nourrices ; les ouvrières ne peuvent assurer les besoins élevés en protides des larves sexuées que :

- à certaines époques de l'année (printemps) ;
- à condition que le groupe ait une certaine importance numérique ;
- si les reines sont isolées physiologiquement.

Ainsi la caste chez les Fourmis rousses des bois résulte-t-elle de la succession de deux phénomènes : la prédisposition de l'œuf corrigée par la potentialité des ouvrières.

b) Le cas de *Monomorium pharaonis*

La Fourmi du Pharaon, originaire en dépit de son nom des forêts d'Afrique noire, est une espèce très cosmopolite qui affectionne les locaux

chauffés tels que les hôpitaux, les crèches ainsi que de nombreux immeubles collectifs des centres urbains. Elle supporte de longs périple sans dommages. Si Forel l'avait trouvée nichant dans un manche de couteau sur un paquebot américain au siècle dernier, nous l'avons découverte dans la caisse d'emballage d'un microscope électronique en provenance du Japon : le progrès sans doute...

Cette espèce présente la particularité de posséder des reines dont la vie est très brève, généralement moins de 200 jours. Petersen-Braun (1975, 1977a,b) a montré que ces femelles présentent trois phases pendant leur vie : une *phase juvénile* qui dure environ quatre semaines, suivie d'une *phase fertile* qui dure environ deux à trois mois et enfin une *phase sénile* (fig. 26).

Pendant la phase juvénile, la reine pond des œufs qui donneront toujours des ouvrières même dans les meilleures conditions de suralimentation ;

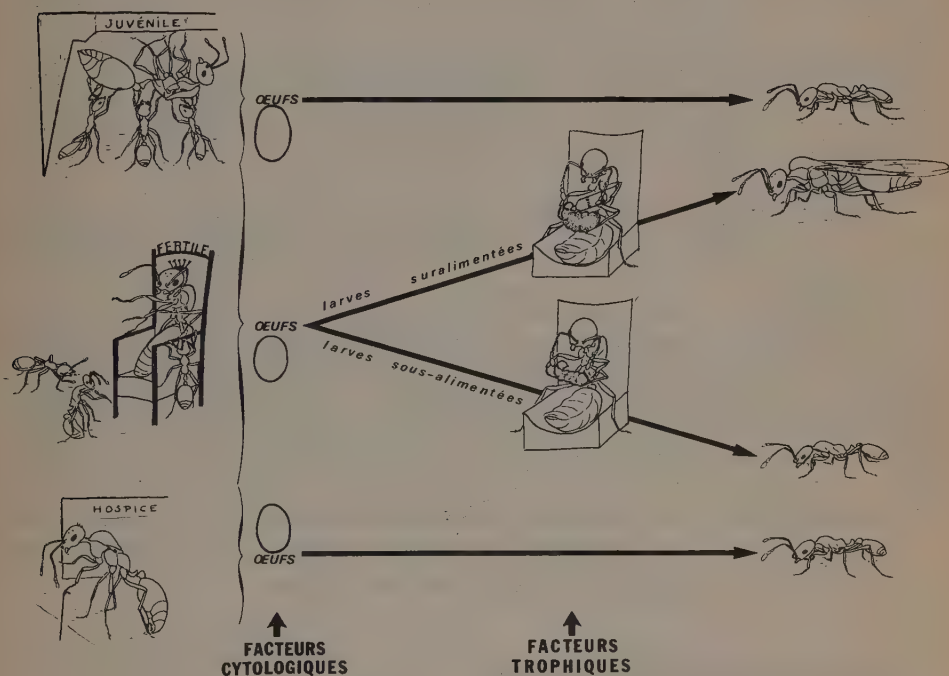


Fig. 26 : Déterminisme des castes chez la Fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis*. Les reines, au cours de leur vie, passent par trois phases : juvénile, fertile, sénile. Pendant les phases de jeunesse et de vieillesse, les œufs sont orientés : ils évoluent toujours en larves ouvrières. Pendant la phase de maturité les œufs sont bipotentiels ; leur avenir dépend de la quantité de nourriture reçue par les larves. Deux séries de facteurs se superposent donc : facteurs cytologiques et facteurs trophiques (d'après les données de Petersen-Braun, 1975, 1977).

ils semblent donc orientés. Par contre ces mêmes reines ne sont pas inhibitrices et tolèrent parfaitement l'élevage de nouvelles reines originaires d'un couvain antérieur. Il en est de même pendant la phase sénile.

Pendant la phase fertile, les œufs pondus par la femelle sont bipotentiels : élevés par des ouvrières suralimentées en l'absence de reines ou en présence d'une reine juvénile, ils évoluent en larves sexuées ; élevés par des ouvrières sous-alimentées ou en présence d'une reine en phase fertile, ils évoluent en larves ouvrières.

Ces reines fertiles sont inhibitrices, empêchant toute tentative d'élevage de larves sexuées en leur présence, Berndt (1977) et Berndt et Nitschmann (1979) ont montré que l'inhibition est due à la sécrétion par la reine d'une phéromone cuticulaire. En effet le « lavage quotidien » des reines inhibitrices dans de l'acétone débloque l'évolution sexuée du couvain. C'est là la démonstration de l'existence de phéromones primaires chez les Fourmis, c'est-à-dire de phéromones agissant sur la physiologie. Nous en verrons d'autres exemples plus loin.

Si, en dépit de la présence royale, quelques larves de sexués se développent dans l'élevage un deuxième mécanisme peut intervenir : les ouvrières manifestent un comportement cannibale à l'égard de ce couvain et le dévorent (Edwards 1982).

Les deux catégories d'œufs précitées diffèrent fortement par leur taille, les œufs à potentialité seulement ouvrière de la phase juvénile étant plus gros que les autres.

A l'origine de cette préorientation des œufs pourraient se trouver les conditions dans lesquelles sont alimentées les reines. Les reines juvéniles sont nourries d'un mélange de sécrétions glandulaires élaborées par les ouvrières nourrices et d'aliments bruts tels que miel et viande (Buschinger et Kloft 1973). Les reines de la phase fertile ne reçoivent plus que des sécrétions glandulaires longuement préparées par les ouvrières nourrices.

Chez *Monomorium pharaonis* l'élevage des sexués résulte donc d'une superposition de facteurs de deux types : facteurs résultant de la constitution de l'œuf et facteurs résultant de l'alimentation larvaire.

c) Le cas de *Pheidole pallidula* : les reines

C'est une espèce méditerranéenne de taille moyenne caractérisée par l'existence de deux sous-castes au sein des ouvrières : les ouvrières proprement dites, à petite tête, sont les plus nombreuses ; les soldats, à grosse tête, représentent 4 à 5 % de l'ensemble de la caste stérile. Les colonies possèdent souvent 10 à 15 000 ouvrières pour une seule reine, bien que l'on puisse trou-

ver épisodiquement quelques sociétés faiblement polygynes. Le cycle larvaire complet se déroule pendant la saison active d'avril à octobre car il n'y a pas de couvain hivernant. On ne compte que trois stades larvaires (Passera 1980).

La détermination est ici extrêmement précoce puisqu'il existe des facteurs nutritionnels qui affectent l'œuf à travers l'ovogenèse de la reine.

La ponte d'œufs préorientés

L'observation révèle que les larves sexuées apparaissent tôt dans les nids (avril-mai) et qu'elles sont issues de la première couvaison de l'année.

Au laboratoire, à la sortie de l'hibernation, environ deux tiers des reines pondent des œufs qui donneront naissance à un plus ou moins grand pourcentage de larves sexuées ; dans d'autres cas les reines n'engendrent qu'une descendance ouvrière. Mais il est important de remarquer que pour une reine donnée, lorsque les œufs sont répartis dans plusieurs groupes d'ouvrières nourrices, tous les lots ont une destinée identique en dépit des conditions d'élevage les plus opposées. Si la reine pondreuse utilisée est une reine à descendance sexuée, on obtiendra toujours des larves sexuées, même quand l'élevage est entrepris par un nombre extrêmement réduit d'ouvrières, ou par des ouvrières affamées ou usées par des élevages antérieurs. A l'inverse, si l'on utilise une reine pondreuse d'œufs à destinée ouvrière, tous les efforts seront vains (suralimentation des ouvrières ou emploi d'un nombre très élevé de nourrices) pour sexualiser le couvain.

Ainsi seule l'origine des œufs est en cause en sortie d'hibernation, les reines de *Pheidole pallidula* pondent des œufs préorientés dont un pourcentage plus ou moins important donnera des larves sexuées. Plus tard tous les œufs, quelles que soient les manipulations qu'on leur fasse subir, ne donneront que des ouvrières.

Le rôle de la reine

Chez la Fourmi rousse des bois nous avons vu que la reine est un sérieux obstacle à l'apparition de nouvelles larves de reines. Nous verrons plus loin qu'il en est de même pour de nombreuses espèces de Fourmis. Chez *Pheidole pallidula* il en va différemment. Toutefois, on remarque que dans la plupart des élevages, les larves sexuées disparaissent rapidement, laissant la place à un couvain d'ouvrières. En fait, on doit distinguer deux cas : la reine reste dans l'élevage, ou la reine est ôtée après quelques jours de ponte.

Elevages avec reine

Dans les élevages à faible effectif (moins de 1 400 ouvrières) les larves sexuées sont élevées jusqu'à la nymphose dans seulement 3 % des colonies. Dans les élevages plus peuplés (plus de 1 400 ouvrières) le taux de réussite est de 64 %.

Elevages sans reine

Si l'on enlève la femelle après qu'elle ait pondu un nombre réduit d'œufs (de 20 à 100) il est beaucoup plus facile d'obtenir des nymphes sexuées même dans les cas de populations extrêmement réduites (25 ouvrières). Le taux de réussite grimpe à 44 %.

La reine est donc un obstacle à l'élevage complet des sexués. On peut penser que la raison en est le trop grand nombre de larves à soigner. En effet les reines de *Pheidole* pondent pendant les deux à trois premières semaines qui suivent la reprise d'activité 1 400 à 2 000 œufs conduisant à la naissance de très nombreuses larves d'autant plus exigeantes en nourriture qu'il y a parmi elles beaucoup de larves de sexués.

d) Le cas de *Myrmica rubra*

Depuis 1955, cette espèce fait l'objet d'une étude intensive par Brian et ses collaborateurs dans les landes d'Ecosse. La masse des résultats accumulés - plus de trente publications - en fait sûrement la Fourmi la mieux connue en ce qui concerne la détermination des castes.

Comme chez la Fourmi rousse des bois, l'influence maternelle pendant l'ovogenèse amène la reine à pondre des œufs orientés, ainsi que Brian l'a montré dans les expériences suivantes :

Chaque semaine à partir de la sortie d'hibernation, les œufs pondus par une reine dans un gros élevage sont ôtés et confiés à des ouvrières nourrices orphelines après avoir été dénombrés et pesés. Ces œufs sont à l'origine soit de nymphes ouvrières (couvain rapide) soit de larves bipotentiels. Brian constate que les ouvrières sont issues des pontes des troisième et quatrième semaines puis de la septième semaine. Au contraire, des larves à potentialité sexuée proviennent des œufs émis en tout début de ponte après l'hibernation ou au contraire des œufs émis en fin de ponte. L'orientation ouvrière est liée à une *petite taille* des œufs associée à une *grande vitesse* de ponte.

Le même travail réalisé en utilisant des reines d'âge connu montre que les reines âgées pondent une plus grande quantité d'œufs à descendance sexuée que les jeunes fondatrices.

Enfin il semble que la température à laquelle se déroule l'ovogenèse soit importante : à 25° on obtient plus d'œufs à descendance sexuée qu'à 20°.

En résumé, les reines en fonction de leur âge, de la température et de leur vitesse de ponte émettent des œufs orientés vers la production de telle ou telle caste. Mais nous allons voir plus bas que cette préorientation des œufs n'est pas absolue ; elle pourra être radicalement modifiée par les conditions d'élevage des larves.

Mis à part *Pheidole pallidula* chez laquelle l'orientation acquise pendant la vitellogenèse ne semble plus pouvoir être modifiée, chez les autres espèces où existe une orientation précoce due à des facteurs cytoplasmiques, la détermination peut être remise en cause plus tard, pendant la vie larvaire.

2. ORIENTATION TARDIVE

a) Le cas de *Myrmica rubra*

C'est au troisième et dernier stade larvaire que l'orientation définitive vers les castes reine ou ouvrière va intervenir. La fin de ce stade est marquée par d'importantes modifications qui annoncent la métamorphose : par exemple on note le développement des disques imaginaires des pattes et des ailes ; les premiers - qui sont indépendants de la caste - peuvent être comparés aux seconds qui témoignent des progrès de la sexualisation. De même, le cerveau larvaire entreprend à l'approche de la nymphose une migration qui le conduira dans le thorax, la capsule céphalique larvaire étant trop petite pour contenir l'ébauche de la tête adulte. Ces mouvements du cerveau peuvent être corrélés avec le degré de développement des disques imaginaires et constituer ainsi autant de repères dans l'orientation de la larve vers l'une ou l'autre des castes femelles. L'étude de l'ovaire embryonnaire permet aussi de mesurer le degré de féminisation, celui des futures reines montrant la division en de nombreux ovarioles.

Lorsque la larve du troisième stade atteint un poids d'environ 1,5 mg et que le cerveau est à mi-chemin de sa migration plusieurs possibilités lui sont offertes (fig. 27) :

- elle se développe rapidement et se métamorphose obligatoirement en ouvrière avant l'hiver : il s'agit là de larves issues du couvain rapide dont le développement s'effectue dans l'année ;

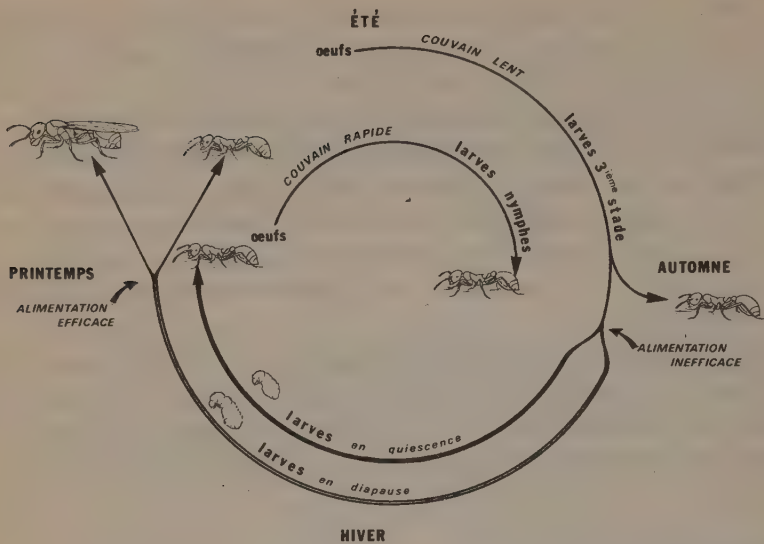


Fig. 27 : Déterminisme des castes chez *Myrmica rubra*. A côté d'un couvain à évolution rapide donnant obligatoirement des ouvrières dans l'année, il existe un couvain lent à l'origine des nouvelles reines à la double condition que les larves du troisième stade dont elles sont issues, traversent l'hiver en diapause et non en quiescence et qu'elles reçoivent une alimentation copieuse au printemps suivant. Si ces conditions ne sont pas remplies, les larves évoluent en ouvrières. Au cours des deux périodes critiques que constituent l'automne et le printemps, divers facteurs (climatiques, sociaux, trophiques) interviennent pour orienter les larves dans l'une ou l'autre voie (modifié d'après Wilson, 1971 et les données de Brian, 1955 à 1982).

- elle arrête son développement et entre en hibernation ; il ne s'agit pas alors d'une diapause² vraie mais d'une interruption du développement due à de mauvaises conditions climatiques (quiescence)³. Ces larves sont à orientation ouvrière et elles ne pourront donner que des ouvrières au printemps suivant ; on peut hâter la métamorphose en les faisant élever par des ouvrières sortant d'hibernation ou en portant la température d'élevage à 23°. Elles sont issues d'un couvain à évolution lente ;

2. *Diapause* : suspension temporaire et différée des activités vitales et du développement, provoquée à un stade précis par un facteur climatique ou génétique, préparant et permettant la survie pendant une période défavorable. Par exemple, la diapause hivernale (facteur antagoniste : le froid) peut être induite dès la fin de l'été (facteur inducteur : diminution de la durée du jour) ou être spontanée (facteur génétique).

3. *Quiescence* : ralentissement allant jusqu'à une suspension temporaire et instantanée des activités vitales et du développement (léthargie), provoqué par un facteur climatique qui se rapproche, atteint ou dépasse le seuil critique. Par exemple, la quiescence thermique (facteur antagoniste : le froid) est déclenchée chez n'importe lequel des stades par un refroidissement et cesse dès le réchauffement.

- elle grossit lentement, accumule des réserves, devient bien plus volumineuse que la précédente et entre en vraie diapause hivernale ; ces larves sont bipotentielles et au printemps donneront soit des ouvrières soit des reines. Si leur gain de poids est faible, elles évoluent en ouvrières ; s'il est fort, elles ont tendance à donner des reines. A l'automne les larves en diapause sont réfractaires à la métamorphose. Elles sont issues du même couvain à évolution lente que les précédentes.

Ainsi le couvain hivernant comprend deux sortes de larves du troisième stade : les unes, les plus petites, sont en arrêt de développement mais pas en diapause ; elles sont à orientation ouvrière. Les autres, les plus grosses, sont en diapause ; elles sont à potentialité royale et donneront des reines au printemps suivant, encore que certaines d'entre elles évoluent en grosses ouvrières.

Lorsque l'on compare le développement des larves ouvrières et celui des larves royales, on note que les phases initiales sont semblables et en particulier que les larves ouvrières possèdent des disques imaginaux alaires ; mais dans la lignée ouvrière le développement est plus bref, la croissance s'arrête plus vite et les disques imaginaux témoins de la féminisation sont stoppés ; il en résulte des nymphes aptères dont l'ovaire ne s'est pas divisé en ovarioles.

Deux périodes critiques interviennent dans l'orientation des larves : l'une en automne est l'entrée ou la non-entrée en diapause ; la deuxième intervient au printemps, orientant les larves diapausantes vers l'une ou l'autre caste. Ces deux choix successifs dépendent d'une série de facteurs qui constituent autant de clefs de la détermination de la caste.

La nutrition larvaire

Les variations qualitatives ou quantitatives dans l'alimentation des larves du troisième stade en automne *avant* la première période critique n'ont pas de conséquences sur l'entrée en diapause donc sur l'orientation finale.

Il n'en est plus de même *après* l'hibernation lorsque l'on soumet à un régime carencé en protéines les grosses larves diapausantes à potentialité royale. Si le régime est réalisé avant le début de la période de segmentation des disques imaginaux, les larves meurent ; si le régime est réalisé après les premières segmentations, les larves évoluent en ouvrières ; si l'on tarde encore un peu on obtient des intercastes ; enfin si le régime n'est appliqué qu'à partir du quatrième jour qui suit le sortie d'hibernation, à une époque où la segmentation des disques imaginaux est effective, les larves évolueront en reines.

L'hibernation

Des larves récoltées en septembre sont soumises pendant six semaines à des températures allant de 3° à 20° ; elles sont ensuite élevées à 25° par des ouvrières qui ont subi elles-mêmes le même prétraitement. Seules les larves prétraitées entre 3° et 15° pourront entrer en diapause puis donner des reines. Celles prétraitées à 20° subissent toutes une métamorphose anticipée conduisant au type ouvrière. Par contre le prétraitement des ouvrières nourrices est sans effet. La vernalisation des larves est donc obligatoire pour que l'entrée en diapause soit déclenchée.

Température

Les larves automnales du troisième stade ont été élevées à diverses températures. A 20°, 82 % d'entre elles entrent en diapause ce qui en fait des reines potentielles et 18 % se nymphosent en ouvrières. A 25° ces proportions sont inversées : seulement 10 % des larves entrent en diapause et 90 % produisent immédiatement des ouvrières. D'autres élevages ont montré que la température critique se situe au voisinage de 23° : en dessus la métamorphose conduit à l'obtention rapide d'ouvrières, en dessous la majorité des larves entrent en diapause. Brian a pensé un moment que les ouvrières nourrices pouvaient utiliser cette possibilité pour déterminer le nombre des futures reines, en faisant effectuer au couvain des migrations verticales à travers les chambres du nid plus ou moins exposées au rayonnement solaire ; en fait il n'en est rien, la température critique étant utilisée passivement.

Influence de la reine

Les reines n'agissent pas directement sur les larves mais changent la manière dont les ouvrières traitent ces larves, c'est-à-dire dont elles les nourrissent. Brian a d'abord montré que c'est la quantité de nourriture offerte par les ouvrières nourrices qui importe et non la qualité : l'apport de nutriments spécifiques au développement larvaire de type reine ou de type ouvrière pourrait s'effectuer par l'intermédiaire des glandes céphaliques des ouvrières ; or l'ablation des glandes mandibulaires ou des glandes pharyngiennes est sans effet sur la métamorphose. De même le badigeonnage du contenu de ces glandes sur les larves n'accélère ni ne retarde la nymphose. C'est donc sur les effets quantitatifs de la nourriture que s'est orienté Brian.

Avant l'entrée en diapause hivernale

La présence de reines a pour effet d'augmenter sensiblement la consommation de nourriture par l'élevage, Brian a offert aux Fourmis des cadavres

de drosophiles et des jus sucrés ; en présence de la reine, en un temps donné, trois sociétés mangent 1 381 drosophiles et 2 023 mg de jus sucrés. Dans trois sociétés témoins sans reine, ces chiffres tombent respectivement à 768 drosophiles et 1 627 mg. Dans les sociétés avec la reine, la consommation de proies animales a été multipliée par 1,8 et celle des liquides par 1,2. Cette suralimentation hâte la métamorphose ouvrière des larves du troisième stade diminuant ainsi le contingent qui entrera en diapause. On obtient alors environ trois fois plus de larves ouvrières que de larves royales en présence de reines adultes.

Après l'entrée en diapause hivernale

Le rôle inhibiteur des reines se poursuit également après l'hibernation : 8 % des larves diapausantes évoluent en nymphes royales en présence d'une reine contre 40 % en l'absence de la reine. D'autre part, le poids des nymphes tant royales qu'ouvrières diminue en présence de la reine. Mais ici le résultat est obtenu par des voies tout à fait opposées : la suralimentation a pour effet d'obtenir une croissance maximale, donc de favoriser l'apparition de nymphes royales. Les reines vont donc s'efforcer de sous-alimenter les larves ; elles y parviennent par un procédé assez stupéfiant : elles mordent et amènent les ouvrières nourrices à mordre les larves diapausantes dans la région de la tête et dans la région thoracique ventrale. On peut d'ailleurs distinguer des cicatrices sombres là où la cuticule a été déchirée ; sous l'effet des morsures la larve rétracte sa tête, cesse de s'alimenter, stoppe sa croissance et se métamorphose en ouvrière.

Brian remarque aussi que le pouvoir inhibiteur des reines vis-à-vis de la différenciation royale augmente au fur et à mesure que l'on avance dans la saison.

Il faut noter que les résultats enregistrés par Brian pour *Myrmica rubra* peuvent s'étendre à l'ensemble du genre *Myrmica* puisque les reines de *M. ruginodis macrogyna*, *M. ruginodis microgyna*, *M. sulcinodis*, *M. sabuleti* et *M. scabrinodis* sont non seulement inhibitrices pour les larves de leur propre espèce mais aussi pour les larves de n'importe laquelle de ces six espèces (Elmes et Wardlaw 1983). Ceci suppose que la « potentialité reine » des larves peut être reconnue par les ouvrières de n'importe quelle espèce.

Nature de l'inhibition royale

On peut se demander par quels mécanismes la reine informe les ouvrières de sa présence, les incitant ainsi à modifier le régime alimentaire destiné aux larves.

On sait que chez l'abeille, Pain (1954, 1961) et Butler (1954) ont mis en évidence une phéromone inhibitrice, la substance royale, produite par les glandes mandibulaires de la reine. Cette substance royale empêche les ouvrières de pondre mais aussi les empêche d'entreprendre l'élevage de nouvelles reines.

Par référence à la phéromone d'abeille, Brian a essayé de modifier la croissance du couvain de *Myrmica* en remplaçant la reine par de la substance royale : l'activité d'une telle substance semble très limitée et d'ailleurs elle n'existe pas chez cette Fourmi. Pourtant l'hypothèse d'une phéromone non volatile est rendue crédible par des expériences d'isolement : les femelles n'ont pas besoin d'être en contact avec le couvain ; il suffit que les ouvrières aient accès d'une part à la reine, d'autre part aux larves pour que l'effet royal se manifeste, même à partir d'une reine morte. En fait l'effet royal exige des stimulations chimiques et morphologiques. En effet l'inhibition royale est levée dans les cas suivants : reines vierges (même forme mais odeur différente), reines fécondées mortes mais bouillies dans du chloroforme ou lavées dans de l'éther (même forme mais odeur différente), reines fécondées mortes mais coupées en morceaux (même odeur mais forme différente). Ce sont donc une combinaison d'odeurs et de formes caractéristiques qui sont efficaces. Ajoutons que la ou les phéromones responsables sont vraisemblablement élaborées dans l'abdomen ou le thorax puisque des reines privées de leur glandes mandibulaires ou pharyngiennes restent inhibitrices.

Du reste on commence à avoir quelques indications sur l'existence de phéromones primaires chez les reines de Fourmis. Fletcher et Blum (1981) ont montré chez *Solenopsis invicta* que c'est la perception d'une phéromone produite par la reine fécondée qui empêche la perte des ailes et la ponte des reines vierges présentes dans le nid. Il suffit en effet d'enlever la reine fécondée pour qu'en moins de 72 heures 60 % des reines vierges perdent leurs ailes. La mise en place d'une grille simple et surtout d'une grille double aboutit au même résultat, ce qui démontre que la phéromone inhibitrice est relativement non volatile et qu'elle est distribuée aux ouvrières par voie trophallactique ou par l'intermédiaire de contacts physiques.

La production de cette phéromone inhibitrice semble être liée au degré de physogastrie (hypertrophie de l'abdomen) des reines. En effet, Cherix *et al.* (1982) ont montré que de jeunes reines récemment fécondées, sont incapables de contrôler la perte des ailes des reines vierges. Or ces jeunes reines pèsent en moyenne une dizaine de milligrammes. Si par un artifice d'élevage on parvient à les « souffler » jusqu'à leur faire atteindre une vingtaine de milligrammes elles deviennent alors inhibitrices.

La qualité des ouvrières

Des élevages d'œufs par des ouvrières orphelines récoltées les unes à l'automne, les autres au printemps, n'offrent pas de différences quant à la répartition du couvain obtenu en larves ouvrières et en larves sexuées. On ne note de différences que dans la date d'apparition des nymphes ouvrières. En effet dans le premier cas (ouvrières nourrices automnales) les nymphes ouvrières apparues appartiennent à un couvain de type lent, alors qu'elles sont plutôt du type couvain rapide dans le deuxième cas (ouvrières nourrices printanières). La qualité des ouvrières n'influe donc pas sur la nature de la caste des larves ; elle a seulement un rôle sur la date d'apparition des nymphes ouvrières.

Le rôle des ouvrières n'est pourtant pas négligeable dans le déterminisme de la caste car les facultés des vieilles nourrices peuvent être modifiées par la reine : en présence de la reine de la société, les vieilles ouvrières de type printanier fortement stimulées, récoltent beaucoup de nourriture, en distribuent en grande quantité aux larves qui se nymphosent en ouvrières ; il y aura donc peu de larves diapausantes à potentialité royale. Ces mêmes vieilles ouvrières en l'absence de la reine seront peu stimulées, récolteront peu de nourriture, en distribueront peu aux larves qui entreront alors en diapause, favorisant ainsi une future production de sexués. En modulant l'appétit des nourrices, la reine peut donc contrôler la production des sexués. Brian fait remarquer qu'avec de jeunes ouvrières de type automnal le problème est différent : avec ou sans reine dans la société ces ouvrières accumulent des réserves pour leur propre compte, sous-alimentant les larves qui entrent en diapause dans les deux cas.

La reconnaissance du couvain

Nous avons vu qu'au printemps, les larves sortant de diapause sont encore bipotentielles : bien nourries par des ouvrières orphelines, elles évoluent en larves sexuées ; sous-alimentées, agressées par les ouvrières lorsque la reine est présente, elles évoluent en ouvrières. Ceci suppose donc que la larve bipotentielle soit « reconnue » en tant que telle par les ouvrières. Brian a utilisé le comportement d'agression pour identifier le signal émanant de la larve ; il n'a pu supprimer l'attaque en jouant sur la taille des larves, leur vitesse de croissance ou encore leur potentialité. Par contre l'attaque est arrêtée si la larve introduite est entièrement recouverte d'un vernis, ce qui suggère l'existence d'un signal chimique : en effet, Brian a pu recueillir sur la surface ventrale des larves bipotentielles des gouttelettes et des petits cristaux

qui, déposés sur des nymphes ouvrières par exemple, induisent le comportement d'agressivité. Les ouvrières peuvent donc identifier les larves bipotentielles - et dans le cas d'une société avec reine les éliminer - grâce à l'émission d'une phéromone par ces mêmes larves.

En résumé les œufs de *Myrmica rubra* plus ou moins orientés à l'éclosion donnent naissance à des larves dont la destinée finale dépend :

- des températures auxquelles elles sont soumises avec leur reine et leurs ouvrières nourrices ;
- de l'action inhibitrice de la reine se manifestant par l'intermédiaire de phéromones ;
- du comportement nourricier et du comportement plus ou moins agressif des ouvrières.

b) Le cas de *Plagiolepis pygmaea*

C'est une espèce de très petite taille puisque les ouvrières n'atteignent que 2,2 mm et les reines 4,5 mm. Les sociétés adultes possèdent habituellement plusieurs milliers d'ouvrières très faiblement polymorphes et plusieurs dizaines de reines pondeuses. La vie larvaire comprend trois stades. Au sein du couvain hivernal, les larves du troisième stade constituent un élément sensible qui peut s'orienter dans le sens reine ou dans le sens ouvrière en fonction de l'environnement socio-physiologique.

L'événement majeur qui commande tout le mécanisme présidant à la détermination des castes est l'existence d'une censure royale. Cette censure royale est transmise aux larves par l'intermédiaire des ouvrières nourrices. La réalisation des castes implique donc trois intervenants : les reines, les ouvrières et les larves hivernantes du troisième stade (Passera 1965 à 1980) (*fig. 28*).

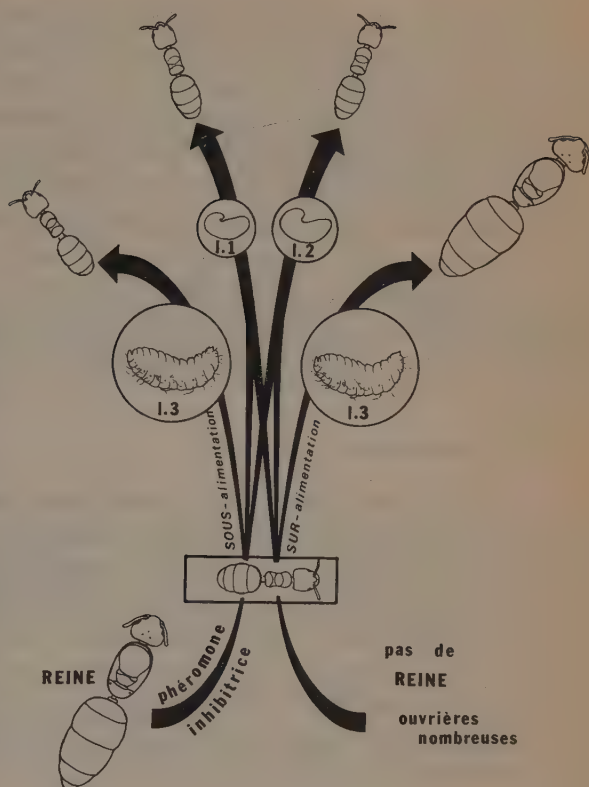
Etude des facteurs dépendant des reines

Lorsque des sociétés récoltées pendant l'hiver sont scindées en deux groupes élevant des larves du troisième stade hivernant, seuls ceux privés de reines produisent des larves puis des nymphes de reines.

La censure royale est poussée à l'extrême puisque, en présence de la reine, on n'obtient aucune reine alors qu'en son absence toutes les larves deviennent sexuées.

La formation des nouveaux sexués femelles apparaît ainsi comme un exemple particulièrement efficace de *régulation sociale* ; ce n'est qu'après la disparition des vieilles reines qu'en apparaissent de nouvelles. Le mécanisme contribue au maintien ou au rétablissement d'un certain équilibre dans la composition de la société (Grassé 1958).

Fig. 28 : Déterminisme des castes chez *Plagiolepis pygmaea*. Trois facteurs sont en cause : la reine, les ouvrières, les larves. La reine par l'intermédiaire d'une phéromone inhibitrice exerce une censure absolue. En sa présence les ouvrières nourrices ne distribuent que peu de nourriture aux larves des stades 1, 2 et 3 (l 1, l 2, l 3) qui évoluent toutes en ouvrières. En son absence les larves des stades 1 et 2 donnent aussi des ouvrières alors que les larves du 3^e stade, sortant d'hibernation et suralimentées par des ouvrières sortant elles-mêmes d'hibernation, s'engagent dans la voie royale (d'après les données de Passera, 1969 à 1980).



Etude des facteurs dépendant des ouvrières

Le déterminisme de la caste se fait par l'intermédiaire des ouvrières puisque ce sont ces dernières qui nourrissent les larves. Il est logique de penser que l'orientation est dépendante de facteurs alimentaires.

Facteurs alimentaires quantitatifs

Des ouvrières orphelines soumises à un jeûne partiel ne peuvent élever que des ouvrières. Seules des colonies bien nourries sont à même d'élever des sexués femelles. La quantité de nourriture reçue par les larves peut être modifiée expérimentalement en faisant varier le rapport nombre d'ouvrières / nombre de larves : c'est ainsi qu'au-dessus de vingt ouvrières nourrices par larve, cette dernière est sexualisée. Si le nombre d'ouvrières diminue, il apparaît des larves d'ouvrières.

L'emploi des isotopes radio-actifs permet d'ailleurs de mesurer les quantités reçues par les diverses larves (Bonavita-Cougourdan et Passera 1978). Les ouvrières sont nourries avec du miel additionné d'or radio-actif émetteur de rayonnements *gamma*. L'or radio-actif n'est pas métabolisable, c'est-à-dire qu'on ne le retrouve pas en dehors du tube digestif. Par conséquent, l'apparition d'une radio-activité chez les larves ne pourra résulter que de l'absorption par elles du contenu du tube digestif des ouvrières. Dans ces conditions la mesure de la radio-activité des larves de reines et des larves d'ouvrières montre que les premières reçoivent - par unité de poids - six fois plus de nourriture sucrée que les dernières sans que l'on sache d'ailleurs très bien le rôle exact de cet apport glucidique.

Facteurs alimentaires qualitatifs

La valeur énergétique des aliments régurgités dépend particulièrement de l'état physiologique des ouvrières nourrices. On peut faire varier ce dernier expérimentalement en jouant par exemple sur l'hibernation subie par les ouvrières nourrices. Si les ouvrières sont utilisées immédiatement après la sortie de l'hibernation, toutes les larves se sexualisent. Si les ouvrières sont sorties d'hibernation depuis 1,5 à 2,5 mois, on obtient un mélange de reines et d'ouvrières. Enfin si les ouvrières nourrices sont privées depuis longtemps d'hibernation (9 mois), on n'obtient que des ouvrières. Bien sûr dans toutes ces manipulations, les larves expérimentées sortent elles-mêmes d'hibernation.

Etude des facteurs dépendant des larves

Le couvain hivernant qui est à l'origine des larves sexuées comprend les trois stades larvaires dont on a testé les potentialités. Elevées par des ouvrières orphelines ou non, les larves du premier stade donnent toujours un mélange de mâles ou d'ouvrières. Celles du deuxième stade évoluent toutes en ouvrières. Seules celles du troisième stade sont bipotentielles.

L'hibernation de ces larves du troisième stade constitue une préparation physiologique obligatoire pour un futur développement en larves de reines. En effet l'aptitude à se sexualiser disparaît en quelques semaines après la sortie d'hibernation. D'autre part les larves estivales du troisième stade - même hivernées artificiellement - ne donnent que des ouvrières. Enfin les larves automnales de ce même stade produisent des ouvrières, des ouvrières plus des reines et enfin des reines, selon qu'elles subissent une hibernation raccourcie, moyenne ou longue.

Le mécanisme de l'inhibition royale

La forme de la reine

Des reines sectionnées au niveau du pétiole empêchent la sexualisation du couvain. L'effet royal n'est donc pas lié à la perception de la forme.

Le comportement de la reine

Les reines antennectomisées restent inhibitrices. De même les reines immobilisées soit par un lien, soit par la section des pattes, restent inhibitrices bien que leur comportement au sein de la fourmilière soit profondément perturbé.

L'odeur de la reine

Des reines tuées par congélation ou par écrasement perdent leur pouvoir inhibiteur. Des reines vivantes mais isolées de leurs ouvrières par une grille simple permettant les contacts gardent leur pouvoir alors qu'elles le perdent si la grille est double.

Des reines suspendues par un fil à moins d'un millimètre des ouvrières laissent se développer les larves de reine.

Ainsi l'odeur de la reine émise même à une distance infime des ouvrières n'est pas plus inhibitrice que sa forme ou son comportement.

Rôle des phéromones

Contact partiel. Les ouvrières sont autorisées à accéder seulement à une partie du corps de leur reine : pour cela, une reine est immobilisée dans un fin tube de verre fermé par une grille de nylon. En engageant plus ou moins la reine dans le tube à travers les mailles de la grille on peut faire dépasser soit la tête, soit la tête plus le thorax, soit l'abdomen, soit l'abdomen plus le thorax. L'inhibition est alors partiellement ou totalement levée (*fig.29*). On note que plus la surface léchée est faible plus on obtient de larves sexuées et moins on obtient de larves ouvrières (tête puis abdomen). Au contraire si la surface accessible est importante (abdomen + thorax), il y a moins d'élevages producteurs de larves sexuées et plus d'élevages producteurs de larves ouvrières.

Cette expérience amène à penser qu'une phéromone inhibitrice est émise par la reine et qu'elle est répandue sur son corps où les ouvrières viennent la lécher. La voie trophallactique semble exclue puisque lorsque la tête seule est accessible l'inhibition est quasi nulle.

Reine lavée. Des reines sont plongées quotidiennement dans de l'acétone pendant quinze secondes. Elles perdent alors leur pouvoir inhibiteur alors que les reines témoins plongées dans l'eau le conservent. Ce résultat rappelle celui que nous avons évoqué plus haut à propos de la Fourmi du Pharaon. Il montre la réalité chez les Fourmis des phéromones inhibitrices d'un processus physiologique.

Origine de la phéromone

Des reines dont la bouche est obturée par un bouchon de cire perdent aussi leur pouvoir inhibiteur, laissant les ouvrières élever des larves sexuées. Il est donc possible que la phéromone soit produite par une glande céphalique : glandes mandibulaires ou glandes pharyngiennes par exemple. La trophallaxie n'en est pas le véhicule : elle est recueillie par le léchage du corps entier.

La phéromone inhibitrice dont on vient d'évoquer le rôle dans le déterminisme de la caste est aussi active en ce qui concerne la ponte des ouvrières dont nous avons parlé dans le chapitre précédent : les reines lavées à l'acétone n'inhibent plus la ponte des œufs reproducteurs des ouvrières.

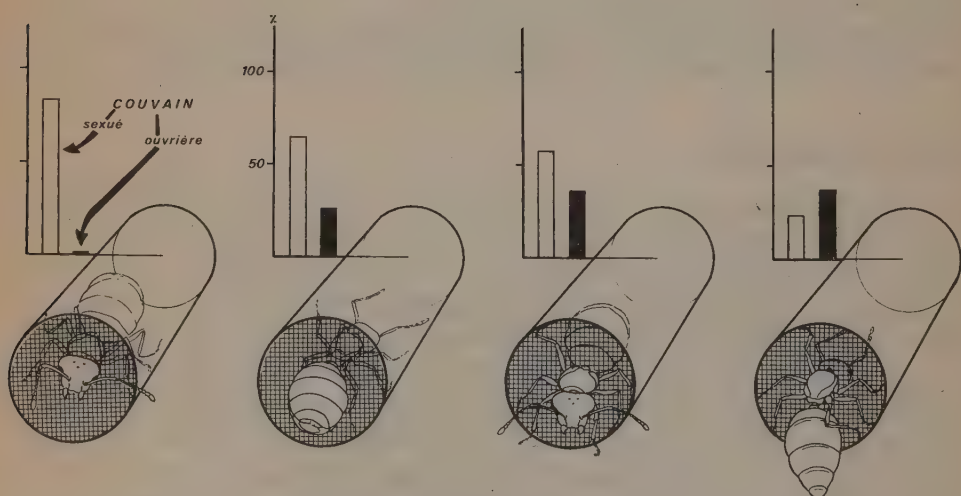


Fig. 29 : Rôle des phéromones dans le déterminisme des castes de *Plagiolepis pygmaea*. Une reine est plus ou moins engagée dans un tube fermé par une grille si bien que les ouvrières nourrices peuvent lécher la tête, l'abdomen, la tête plus le thorax, le thorax plus l'abdomen. Selon l'importance de la surface léchée par les ouvrières, donc de la phéromone inhibitrice recueillie, la sexualisation du couvain est plus ou moins effective (d'après les données de Passera, 1980).

Au total le déterminisme de la caste chez *Plagiolepis* se rattache à un déterminisme où la trophogenèse, c'est-à-dire l'orientation des larves sous l'influence de la nourriture, est l'élément déterminant. Cette trophogenèse implique la ponte par les reines d'une seule catégorie d'œufs.

c) Le cas de *Leptothorax nylanderi*

Le déterminisme des castes chez *Leptothorax nylanderi* (Plateaux 1971) offre de nombreuses analogies avec celui d'espèces possédant également du couvain hivernant comme *Myrmica rubra* ou *Plagiolepis pygmaea*.

Rôle de l'hivernage

Toutes les reines sont issues de larves hivernantes entrées en diapause à l'automne précédent. Les ouvrières nourrices doivent également avoir été soumises à la vernalisation pour avoir la puissance trophique indispensable à l'élevage des sexués. Plateaux insiste sur le fait qu'il doit y avoir « correspondance des états physiologiques entre les larves et les ouvrières » : cette correspondance est justement réalisée dans la nature lors de la sortie d'hivernation.

Rôle des larves et des ouvrières

Ce sont surtout les grandes larves hivernantes du troisième stade qui sont susceptibles d'évoluer en larves royales. Les plus petites évoluent plus lentement et ont besoin le plus souvent d'une deuxième hibernation.

L'activité nourricière des ouvrières s'avère être un élément déterminant. En effet des ouvrières dans un même état physiologique (sortie d'hivernation par exemple) se révèlent très dissemblables quant à l'élevage de sexués : il existe de très bonnes éleveuses de reines qui nourrissent mieux les larves les plus grandes d'un lot donné et qui les transforment en larves sexuées. À l'inverse les ouvrières très mauvaises éleveuses de reines accordent plus de soins aux petites ouvrières qu'aux grandes et peu de larves, ou même aucune, évoluent alors en reines dans ces conditions.

Rôle des reines

La reine de *L. nylanderi* exerce une action inhibitrice sur l'élevage des jeunes reines : elle stimule en effet la croissance des petites larves hivernantes qui se métamorphosent en ouvrières au détriment des grandes larves à potentialité royale.

d) Le cas de *Pheidole pallidula* : les soldats

Pheidole pallidula est une de ces Fourmis chez lesquelles on observe un profond dimorphisme au sein des individus non reproducteurs : les uns sont de petite taille, ce sont les ouvrières, les autres ont une tête démesurée, ce sont les soldats (cf. fig. 11).

Si comme nous venons de le voir, les reines ont une origine précoce puisqu'issues d'œufs à évolution déterminée, le clivage entre ouvrières et soldats est bien plus tardif.

Les œufs à l'origine des individus non reproducteurs sont pondus après ceux à l'origine des sexués. Ils donnent naissance à des larves qui se développent en trois stades larvaires (Passera 1974a). Au cours du dernier stade, les larves qui sont encore bipotentielles prennent une couleur orange. C'est à ce moment-là que se fait la différenciation. Les larves peuvent achever rapidement leur développement, marqué par la purge de l'intestin ce qui leur donne une couleur grise juste avant la prénymphose. Elles se nymphosent alors en ouvrières. Elles peuvent aussi subir une forte croissance qui multiplie leur poids par six ou sept et se métamorphoser en nymphes de soldats.

Fort curieusement les larves et les nymphes de soldats sont pourvues d'une paire de disques imaginaux alaires qui correspondent aux ailes mésothoraciques alors que les larves d'ouvrières en sont dépourvues (Wheeler et Nijhout 1981a ; Suzzoni *et al.* 1982).

La différenciation des larves de soldats dépend à la fois de facteurs climatiques et de facteurs sociaux (Passera 1974a, 1977a).

Ce n'est qu'à partir de 24° que les élevages expérimentaux produisent des soldats. Encore faut-il que l'alimentation soit riche en protéines animales et la population d'ouvrières nourrices soit assez nombreuse. Mais le facteur clef est le nombre de soldats adultes présents. Ces soldats exercent en effet une action inhibitrice assez comparable à celle des reines sur les larves royales. A la sortie de l'hibernation il y a un blocage de la différenciation de nouveaux soldats s'il y a plus de 4 à 5 % de soldats dans la société. Comme ce chiffre est régulièrement dépassé dans la nature, les sociétés à la sortie d'hibernation n'élèvent que des ouvrières dans leur premier couvain annuel. L'éclosion de ces jeunes ouvrières fait chuter le pourcentage des soldats ce qui lève l'inhibition et entraîne la mise en élevage des premiers soldats de la saison. Une telle inhibition contrôlant la régulation du nombre de soldats a été également observée par Gregg (1942) chez *Pheidole morrisi* et par Nakao (1973) chez *Pheidole nodus*.

En conclusion les facteurs écologiques liés à l'environnement climatique de la société de Fourmis (hibernation, température) associés aux facteurs

internes à la société (importance de la population ouvrière, action inhibitrice de la reine, composition de la colonie...) amènent les ouvrières à choisir un programme alimentaire adapté à la caste retenue. En ce sens le déterminisme peut être qualifié de trophogénique même si - comme cela arrive parfois - l'alimentation agit non sur la larve mais sur la reine, modifiant alors l'ovogenèse.

Il reste à envisager maintenant comment la physiologie des larves bipotentielles ou celle des reines pondeuses d'œufs orientés se trouve modifiée par les facteurs internes à l'individu.

Si l'étude des facteurs internes à la société permet de dire *quand* et *comment* une larve s'oriente vers une caste ou vers une autre, c'est l'étude des facteurs internes à l'individu, c'est-à-dire l'étude des facteurs physiologiques, qui permettra de dire *pourquoi*.

II. FACTEURS INTERNES A L'INDIVIDU

Les fonctions physiologiques des Insectes sont contrôlées par deux grands types d'hormones :

- *Les hormones juvéniles (JH)* : ce sont elles qui maintiennent les caractères larvaires, les mues larvaires imaginale étant déclenchées par la baisse ou la disparition de ces substances ; chez l'adulte femelle elles interviennent dans la reproduction. Elles sont sécrétées par une paire de glandes endocrines, les corps allates, situées en arrière du cerveau.

- *Les ecdystéroïdes* (hormones de mue) : chez les larves ils sont élaborés par des glandes de mue situées dans le thorax ; leur cycle passe par de fortes valeurs lors des mues larvaires ou imaginale pour s'abaisser pendant les périodes d'intermue. Chez les adultes femelles où les glandes de mue disparaissent lors du passage à la vie adulte, ils sont synthétisés dans les ovaires.

Leur rôle dans l'expression du polymorphisme des Insectes sociaux constitue un sujet d'étude activement mené depuis quelques années.

1. LE CAS DE *MYRMICA RUBRA*

En pratiquant des applications topiques de JH (dépôt d'une solution acétonique ou huileuse de JH directement sur la cuticule) sur des larves à poten-

tialité sexuée, Brian (1974, 1976) obtient des reines plus grosses et plus lourdes ; en traitant des larves dont les chances de se sexualiser sont faibles il obtient 84 % de larves royales contre seulement 60 % chez les témoins.

A l'inverse, la pose d'une ligature céphalique qui met hors circuit les corps allates ou l'ablation de ces mêmes corps allates amène la régression des indices de féminisation comme la surface des bourgeons des ailes.

L'injection d'ecdystéroïdes en solution ou l'implantation de cristaux d'ecdystéroïdes dans des larves post-hivernales conduit à la diminution du nombre de larves sexuées obtenues.

Au total, les JH favorisent la sexualisation des larves alors que les ecdystéroïdes l'entravent.

2. LE CAS DE *SOLENOPTIS INVICTA*

En offrant à des colonies de la Fourmi de feu de la nourriture (huile de soja ou blattes) contenant de la JH plusieurs équipes américaines (Troisi et Riddiford 1974 ; Vinson et Robeau 1974) obtiennent des sexués en abondance vingt à trente jours après le début du traitement.

Le traitement topique des divers composants de la société : la reine, les ouvrières, les œufs, les larves des quatre stades, aboutit à des résultats seulement dans le cas où les larves des premier et deuxième stades ont été traitées (Vinson et Robeau 1974 ; Banks *et al.* 1978). L'hormone juvénile agit donc au début de la vie larvaire et induit l'orientation des jeunes larves vers la voie reine.

3. LE CAS DE *PHEIDOLE PALLIDULA*

a) Rôle des hormones juvéniles

Nous avons vu que les sociétés de *Pheilode pallidula* pondent d'abord des œufs à descendance sexuée, lors de la reprise d'activité, puis des œufs à vocation ouvrière. C'est à ce moment-là que l'on traite les colonies avec des analogues de l'hormone juvénile (Passera et Suzzoni 1978, 1979 a, b ; Suzzoni et Passera 1978).

Traitement de sociétés complètes

Des colonies productrices de nymphes ouvrières sont nourries avec des larves de vers de farine qui ont été injectées avec de l'hormone juvénile. Elles

produisent alors des larves sexuées quelques semaines après le début du traitement.

Traitement des reines

L'hormone juvénile après avoir été dissoute dans de l'huile d'olive ou de l'acétone est déposée sur l'abdomen des reines. Environ trois semaines plus tard des larves sexuées apparaissent dans l'élevage ; cette latence plutôt longue montre que la JH agit sur les reines pendant l'ovogenèse ; en effet en cas d'action sur les larves la réaction serait immédiate puisqu'il y a du couvain à tous les stades dès la première application. D'ailleurs des œufs recueillis pendant la quarantaine infligée aux reines durant quelques heures lors de chaque traitement évoluent pour partie en larves sexuées lorsqu'ils sont confiés à des sociétés orphelines non traitées. Par contre le traitement des larves des trois stades n'a jamais pu parvenir à les sexualiser. Il semble donc bien que ce soit l'ovaire des reines qui est sensible à l'ambiance hormonale.

b) Dosages hormonaux

Les méthodes radioimmunologiques (par microdialyse) permettent de travailler sur des quantités très faibles de matériel, surtout en ce qui concerne les ecdystéroïdes. Hormones juvéniles et hormones de mue sont recherchées à la fois chez les reines et dans les œufs et ce, bien sûr, dans les deux situations. Pour les deux types d'hormones ce sont les œufs à descendance reine, comme les reines dont ils sont issus, qui présentent les titres les plus faibles (Suzzoni *et al.* 1980 ; Suzzoni 1983).

A première vue on peut s'étonner qu'il faille une application de JH exogène pour amener des reines à pondre des œufs sexués et que les taux de JH circulantes dans ces mêmes reines se révèlent très bas. L'excès même de JH pourrait bloquer temporairement le fonctionnement des corps allates. Quant au titre des ecdystéroïdes, Suzzoni a pu montrer qu'il existe une interaction entre les deux types d'hormones : dans les jours qui suivent une application de JH exogène le taux des ecdystéroïdes s'abaisse.

Dans un tel schéma les reines et les œufs pauvres en hormones des deux types seraient à l'origine de larves sexuées alors que dans la situation inverse on obtiendrait des ouvrières (*fig. 30*).

L'action hormonale est également en cause lors de la différenciation ouvrière/soldat à la fin du troisième stade larvaire. Des élevages nourris avec des vers de farine qui ont reçu une injection d'un analogue de l'hormone juvénile élèvent deux à trois fois plus de soldats que des élevages témoins (Suzzoni *et al.*, 1982).

La « soldatisation » est encore plus nette lorsque l'on procède à des applications topiques de JH chez une espèce américaine, *Pheidole bicarinata*. Wheeler et Nijhout (1981 b) ont ainsi traité des larves du troisième stade de cette Fourmi. Lorsque l'application est faite pendant la période sensible qui correspond à des larves de 0,9 à 1,2 mm, ces auteurs obtiennent plus de 75 % de soldatisation alors que chez les témoins on ne dépasse guère 5 %. Dans ce cas précis il semble que la JH prolonge la vie larvaire permettant ainsi à la larve d'atteindre la taille pour laquelle le programme soldat se réalise.

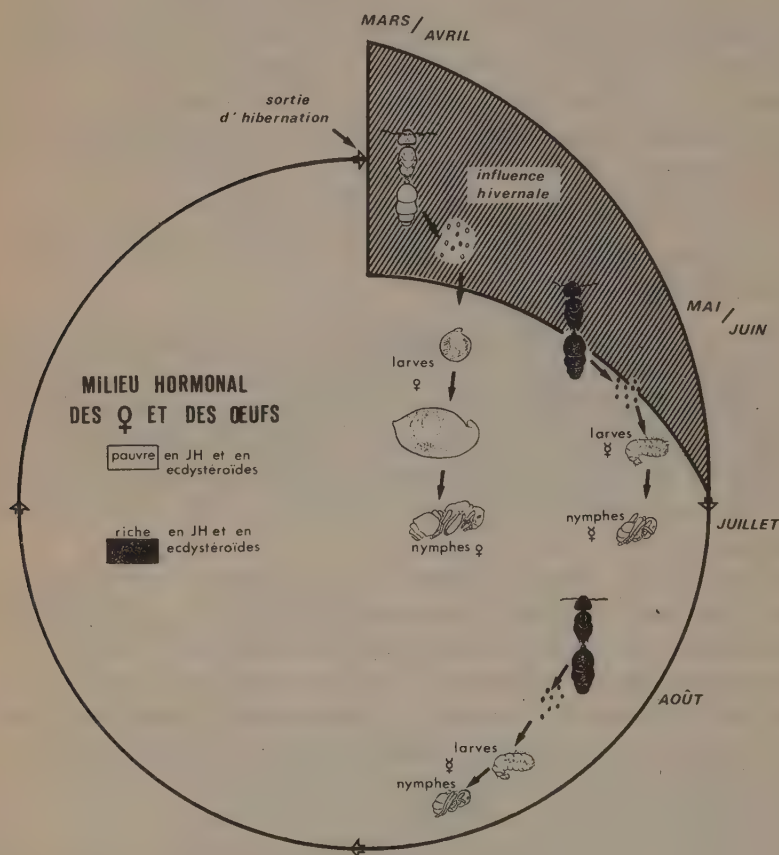


Fig. 30 : Déterminisme hormonal des castes chez *Pheidole pallidula*. A la sortie d'hivernation la plupart des reines pondent des œufs à développement sexué. Ces reines et leurs œufs à préorientation royale ont des taux pauvres en hormones du développement (hormones juvéniles et ecdystéroïdes). Plus tard dans la saison, ces mêmes reines pondent des œufs qui sont tous à destinée ouvrière ou soldat. Or ces reines et leurs œufs possèdent alors des taux élevés de JH et d'ecdystéroïdes (d'après les données de Passera, 1980 ; Suzzoni et al., 1980 Suzzoni, 1983).

Au total la détermination des castes chez les Fourmis résulte de la succession de deux séries de facteurs :

Les facteurs internes à la colonie, liés au rythme des saisons, à la composition des sociétés, à l'importance de la nourriture étudiée chez une vingtaine d'espèces, permettent de dégager les règles suivantes :

L'orientation intervient habituellement en fin de vie larvaire, ce qui suppose un déterminisme trophogénique : on connaît toutefois quelques exemples de déterminisme plus précoce, liés aux caractères du cytoplasme de l'œuf.

La ou les reines ont une action inhibitrice plus ou moins forte sur le développement des larves sexuées femelles.

Le repos hivernal ou saisonnier des ouvrières nourrices et des larves -au moins quand il y a du couvain dormant - est indispensable à l'apparition du couvain sexué.

Les ouvrières orientent les larves en choisissant un programme alimentaire adapté à la caste retenue.

L'ensemble des facteurs internes à la colonie a pour cible les organes endocrines d'un stade sensible faisant entrer en jeu une deuxième série de facteurs :

Les facteurs internes à l'individu : l'hormone juvénile joue un rôle sexualisant à des périodes plus ou moins précoces : pendant l'ovogenèse chez *P. pallidula*, au premier stade larvaire chez *Solenopsis*, au dernier stade larvaire chez *Myrmica*. Mais il se pourrait très bien que la JH - au moins chez *Pheidole pallidula* - ne soit qu'un premier maillon : un excès de JH a pour effet d'abaisser le titre des ecdystéroïdes. Dans ces conditions, l'expression phénotypique de la caste - en l'absence de détermination génétique - pourrait résulter de l'activation des gènes « reines » en ambiance hormonale pauvre. L'augmentation du taux des hormones circulantes aurait l'effet inverse.

Les associations de Fourmis et le parasitisme social

Il n'est pas rare d'observer dans un même nid des ouvrières appartenant à deux espèces différentes. Les relations qu'elles entretiennent peuvent aller de la simple cohabitation purement fortuite à un parasitisme franchement accusé en passant par différentes formes de commensalisme (Gösswald 1950).

Dans les nids composées (Wasmann 1891 ; Wheeler 1910) les couvains des deux espèces de l'association sont élevés séparément. L'exemple classique est celui du banal *Diplorhoptrum fugax* que sa petite taille autorise à vivre dans les galeries d'espèces plus grandes dont il pille le couvain (Hölldobler 1965). De même, en Algérie, Bernard (1955) décrit le comportement d'*Epixenus algericus* qui niche souvent au-dessus des sociétés de *Messor*. Dans les deux cas l'espèce de petite taille est parfaitement capable de vivre de manière entièrement autonome. Il n'en est plus de même pour *Formicoxenus nitidulus* qui vit en petits nids isolés au sein des dômes de *Formica rufa* et sait profiter des échanges trophallactiques de son hôte (Stumper 1949). Cette fois l'association semble obligatoire. D'ailleurs le petit *Formicoxenus* est capable de décoder certains messages chimiques de son hôte puisqu'il sait suivre la piste alimentaire que les *Formica* tracent avec le contenu de leur intestin postérieur (Elgert et Rosengren 1977b).

Les nids mixtes de Wasmann (1891) ou les myrmécobioses de Stumper (1950) sont des associations intermyrmécéennes proprement dites, c'est-à-dire des fourmilières mixtes qui représentent une fusion intime de deux espèces partageant le même nid, élevant leur couvée en commun et dont les rapports réciproques sont si intimes qu'il s'établit entre les deux partenaires une

équivalence éthologique parfaite. On doit distinguer dans la myrmécobiose trois voies différentes : le parasitisme social temporaire, l'esclavagisme, l'inquinisme (Wilson 1971).

I. LE PARASITISME SOCIAL TEMPORAIRE

Le terme de parasitisme social est dû à Forel (1898). Il est parfois limité dans le temps à la période de fondation ce qui lui vaut la qualification de temporaire : une reine fécondée de l'espèce A pénètre dans la fourmilière d'une espèce B, se fait adopter, élimine la reine B et commence à pondre. Son couvain est bien sûr élevé par les nourrices B. On trouvera bientôt dans le nid un mélange d'ouvrières A et B. Le nid mixte devient pur par disparition naturelle et progressive des ouvrières hôtes B qui ne sont pas remplacées puisque leur reine est morte. A terme, une fois la fondation réussie, l'espèce A est capable de prospérer seule.

Le parasitisme social temporaire est très fréquent chez les espèces du genre *Formica*. On peut citer l'espèce hôte *Serviformica fusca* qui assure la fondation d'espèces appartenant à trois sous-genres : *Serviforma*, *Formica*, *Coptoformica* (Kutter 1956, 1957, 1969). Les *Lasius* utilisent couramment ce type de fondation. Ainsi la reine de *L. umbratus* est hébergée par des sociétés de *L. niger* et de *L. alienus* (Donisthorpe 1927 ; Gösswald 1938). Hölldobler (1953) a surpris le manège de cette reine : après avoir été fécondée elle recherche une colonie hôte, attrape une ouvrière dans ses mandibules, la tue et tourne en rond un long moment avant de tenter de pénétrer dans le nid. On ignore comment elle élimine alors la reine hôte mais elle doit employer une technique voisine de celle utilisée par la reine de *Lasius reginae* après sa pénétration chez *Lasius alienus* (Faber 1967) : cette reine parasite, plus petite que les ouvrières de l'hôte, parvient pourtant à renverser la reine légitime sur le dos ; après quoi elle entreprend de forer un trou dans la membrane souple qui sépare la tête du thorax de la malheureuse *alienus*.

L'assassinat de la reine hôte est connu aussi chez *Bothriomyrmex decapitans*. La reine pénètre dans une société de *Tapinoma nigerrimum* puis grimpe sur le dos de la reine *Tapinoma* et entreprend de lui scier le cou. C'est là une entreprise de longue haleine - plusieurs heures - qui permet en outre à l'usurpatrice de s'imprégner de l'odeur de la colonie ; l'adoption en sera facilitée (Santschi 1920).

Il arrive parfois que l'espèce parasite jette son dévolu sur une société de Fourmis résultant déjà elle-même d'une fondation parasitaire. C'est le cas de

Dendrolasius fuliginosus qui a été trouvé en parasite temporaire de *Lasius umbratus* lui-même, nous l'avons vu, parasite temporaire de *Lasius niger* (Donisthorpe 1922 ; Stärcke 1944). *D. fuliginosus* se conduit alors en hyper-parasite.

Les espèces qui utilisent le parasitisme social temporaire présentent toutes des caractères communs :

- les reines parasites sont souvent de petite taille, ce qui est invoqué par plusieurs auteurs comme étant une cause de l'impossibilité de fonder une société de manière autonome ;

- la reine hôte est toujours supplantée par sa rivale. Mais on ignore souvent la façon dont elle est éliminée. Il n'est pas certain qu'elle soit toujours assassinée. Il est possible qu'elle s'éloigne de la colonie envahie avec une partie de ses ouvrières ;

- les ouvrières du parasite sont normales, s'occupent activement du couvain, recherchent et récoltent la nourriture. C'est cette activité de la caste ouvrière qui permet à la colonie parasite devenue pure de se développer. Nous verrons que chez les parasites permanents, la caste ouvrière, quand elle existe, a un rôle insignifiant ;

- les sexués ne manifestent jamais de tendance à la dégénérescence.

II. L'ESCLAVAGISME

Les mœurs remarquables de ces Fourmis ont passionné des générations de myrmécologues puisque les premières descriptions des raids de pillage ont été faites au début du XIX^e siècle par Latreille (1805) qui note avoir vu « dans les bois du ci-devant Limousin des Mulets (les ouvrières) émigrer en quantité innombrable et en une espèce d'ordre de bataille ». Mais c'est à Huber (1810) que revient le mérite d'avoir compris le pourquoi des batailles féroces livrées par la Fourmi amazone *Polyergus rufescens*. Il s'agit de Fourmis incapables d'élever leur propre couvain. Aussi entreprennent-elles des expéditions en direction de fourmilières voisines au cours desquelles elles s'emparent par la violence du couvain étranger. Ce couvain, ramené dans leur propre nid, se développe, éclôt et fournit donc des *ouvrières esclaves* chargées d'approvisionner, de nourrir et d'élever les propres larves de l'espèce esclavagiste. Ces fourmilières sont donc mixtes puisque cohabitent les ouvrières esclavagistes dont le rôle consiste à piller le couvain des espèces voisines et les ouvrières esclaves issues de ce couvain chargées du nourrissage de l'ensemble

de la fourmilière (fig. 31). On imagine sans peine combien cette situation a excité la verve des observateurs (Forel 1874 ; Wasmann 1908 ; Wheeler 1910 ; Emery 1911 ; Brun 1924 ; Dobrzańska et Dobrzański 1960 et Dobrzański 1961, 1965). Le langage employé fourmille de références à la vie militaire : prisonnier, pillard, ennemi, troupe, armée, attaque, poignard, courage, audace, etc. Débarassées de leur emphase, ces descriptions restent exactes pour l'essentiel même si les auteurs plus contemporains s'attachent davantage aux causes de ces comportements.

1. LES ESPÈCES ESCLAVAGISTES

Nous envisagerons d'abord le cas des Fourmis véritablement et obligatoirement esclavagistes qui pillent le couvain d'espèces certes proches phylogénétiquement mais néanmoins étrangères. Le cas des esclavagistes intraspécifiques sera évoqué plus tard, le terme esclavagiste étant alors peut-être abusif.

Si les raids des espèces à forte population comme les *Polyergus* sont connus depuis longtemps, d'autres espèces beaucoup plus discrètes n'ont été



Fig. 31 : Intérieur d'une fourmilière de la Fourmi amazone *Polyergus rufescens*. La Fourmi amazone est une espèce esclavagiste (ici en blanc) incapable d'élever son propre couvain. Elle réduit en esclavage une espèce voisine, *Formica fusca*. Les ouvrières esclaves (ici en sombre) effectuent toutes les tâches ménagères : elles ramènent la nourriture (en haut), soignent le couvain de leur hôte (à droite), transportent les cocons et nourrissent les ouvrières esclavagistes par régurgitation (en bas) (d'après Wilson, 1975).

reconnues esclavagistes que depuis peu. C'est le cas des *Chalepoxenus* (Le Masne 1970 a, b) ou encore des *Epimyrma* (Winter 1979 b). Au total on connaît huit genres de Fourmis esclavagistes interspécifiques appartenant toutes aux sous-familles des Myrmicinae et Formicinae : *Strongylognathus*, *Harpagoxenus*, *Leptothorax*, *Epimyrma*, *Chalepoxenus*, *Formica*, *Polyergus*, *Rossomyrmex*. Selon ce que Le Masne (1956 b) a appelé la règle d'Emery (1909) et dont nous reparlerons, les espèces esclaves sont étroitement apparentées aux espèces esclavagistes.

Il faut remarquer que les Fourmis esclavagistes n'ont été trouvées que dans trois tribus : Tetramoriini, Leptothoracini et Formicini. Plus curieux est le fait que ces Fourmis singulières ne sont connues que de l'hémisphère nord : Europe, Amérique du Nord, Mongolie, Kasachstan. Elles font donc complètement défaut dans les pays tropicaux.

2. CARACTÉRISTIQUES DES FOURMIS ESCLAVAGISTES

Elles ont toutes en commun d'ignorer les fondations indépendantes (Buschinger *et al.* 1980). L'intrusion de la femelle esclavagiste se fait par la violence chez *Epimyrma stumperi* (Stumper et Kutter 1951). La reine fraîchement fécondée du parasite s'introduit dans un nid de *Leptothorax tuberum* et calme les ouvrières agressives par un jeu caressant des antennes, des immobilisations puis des fuites. Elle monte alors sur le dos d'une ouvrière, s'y cramponne et commence à s'enduire au moyen de ses pattes des exsudations cutanées de la porteuse (fig. 32). Elle atténue ainsi sa propre odeur et force la barrière olfactive des *Leptothorax*. Ce n'est qu'ensuite qu'elle s'attaque à la reine hôte en la renversant sur le dos et en l'étranglant lentement (fig. 33). Elle peut alors prendre possession du couvain qui est à l'origine des premières esclaves.

La deuxième caractéristique est la monogynie ; ce caractère est sûr pour les *Harpagoxenus*, *Leptothorax*, *Chalepoxenus* et les *Epimyrma* ; le doute persiste encore pour les *Polyergus* (Fourmis amazones).

En rapport avec les combats violents auxquels elles doivent participer, les *Strongylognathus*, les *Polyergus* et certains *Epimyrma* sont pourvues de mandibules étroites en forme de sabre, particulièrement adaptées pour traverser la tête des ouvrières des nids pillés (fig. 34). Les *Harpagoxenus* pour leur part possèdent des mandibules sans dents mais plus larges dont ils se servent comme de ciseaux pour couper les antennes et les pattes de leurs victimes (fig. 34). Quant aux esclavagistes de la sous-famille des Myrmicinae

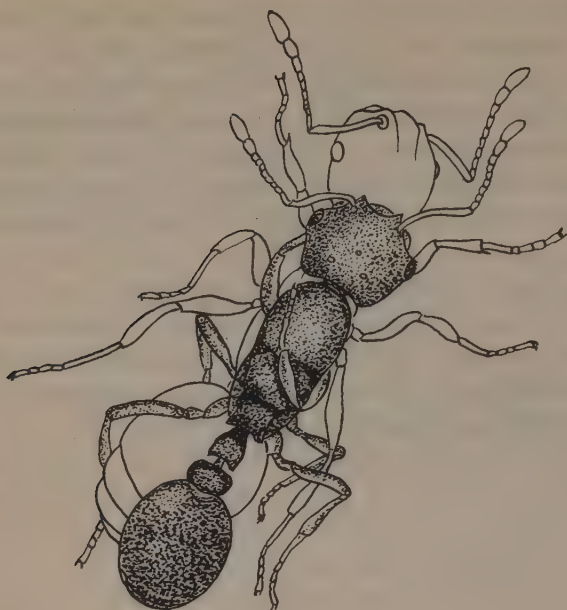


Fig. 32 : La reine de l'espèce esclavagiste *Epimyrma stumperi* (en gris), après sa fécondation, pénètre dans un nid de *Leptothorax tuberum*. Elle monte sur le dos d'une ouvrière de cette espèce (en blanc), s'imprègne de son odeur et dans cet équipage parvient au cœur du nid après avoir forcé la barrière olfactive (d'après Linsenmaier, in Kutter, 1969).

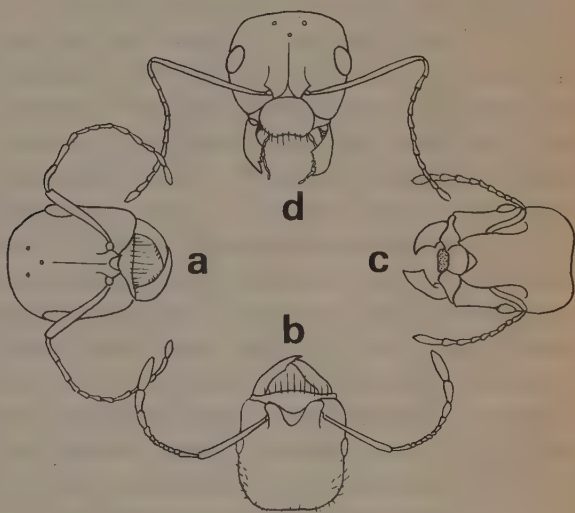


Fig. 33 : Après avoir pénétré dans le nid de ses victimes, la reine de l'espèce esclavagiste *Epimyrma stumperi* (en gris) assassine la reine de *Leptothorax tuberum* en la renversant sur le dos et en lui sciant le cou. Les ouvrières de *L. tuberum* constitueront ses esclaves (d'après Linsenmaier, in Kutter, 1969).

comme les *Epimyrma*, les *Chalepoxenus* et *Leptothorax duloticus* elles sont armées d'un aiguillon très développé auquel est annexée une volumineuse glande à poison.

Les Fourmis esclavagistes choisissent des biotopes où la densité de leur future victime est importante : il y a souvent une société esclavagiste pour 10 ou 100 colonies hôtes. Dans ces conditions les esclavagistes n'ont aucun mal à peupler leurs sociétés d'esclaves en nombre abondant : on trouve habituellement de trois à dix ouvrières esclaves pour une ouvrière esclavagiste (Wesson 1939 ; Talbot 1957 ; Buschinger 1966 ; Buschinger *et al.* 1975). Il arrive parfois que les raids de pillage se fassent au détriment de plusieurs espèces apparentées ; on trouve alors au sein de la société mixte l'espèce esclavagiste mêlée à des ouvrières de deux ou même trois espèces esclaves ; c'est le cas d'*Harpagoxenus americanus* dans les nids desquels cohabitent parfois des ouvrières esclaves de *Leptothorax ambiguus*, de *L. curvispinosus* et enfin de *L. longispinosus* (Wesson 1939 ; Alloway 1979, 1982).

Fig. 34 : Les Fourmis esclavagistes sont pourvues de mandibules redoutables utilisées lors des raids de pillage. *Polyergus* (a) et *Strongylognathus* (b) possèdent des mandibules pointues recourbées en sabre ; *Harpagoxenus* (c) utilise les siennes comme des ciseaux pour couper les appendices des ennemis. Seule *Formica sanguinea* (d) a des mandibules dentées de forme normale (d'après Kutter, 1969).



3. LES RAIDS DE PILLAGE

Les expéditions destinées à fournir du couvain comprennent trois phases : découverte d'un nid d'une espèce appropriée et recrutement, combat, transport du butin.

a) Le recrutement

Chez toutes les espèces esclavagistes, les ouvrières les plus âgées patrouillent à la recherche de nids de l'espèce convoitée. Revenues au nid ces ouvrières vont recruter des congénères pour réaliser un raid. Les techniques de recrutement sont variables d'une espèce à l'autre. Les espèces les moins peuplées pratiquent le recrutement par tandem running, méthode justement utilisée par leurs victimes pour récolter la nourriture. Nous n'en donnerons ici que l'essentiel puisque cette technique sera largement évoquée lors du chapitre consacré au recrutement. Chez *Harpagoxenus sublaevis* par exemple l'exploratrice revenue au nid exécute une parade motrice d'invitation puis quitte le nid suivie de la recrutée et se dirige vers la cible. La recrutée suit de très près la recruteuse et garde un contact permanent à l'aide de ses antennes (Winter 1979 a).

Rossomyrmex proformicarium (Marikovsky 1974) pratique aussi un *recrutement individuel* mais la recrutée est portée directement au nid de l'espèce esclave par la Fourmi recruteuse.

Le groupe des recrutées peut être plus important comme chez *Harpagoxenus americanus* (Wesson 1939 ; Alloway 1979) *Epimyrma gösswaldi* (Winter 1979 b) ou *Leptothorax duloticus* (Alloway 1979). Chez cette dernière espèce la recherche de nids à piller est confiée à des ouvrières patrouillant isolément ou à des groupes de deux ou trois esclavagistes éventuellement accompagnées d'ouvrières esclaves. La suite des opérations dépendra de l'importance de la société à piller et du rapport de force entre les exploratrices et la population esclave. Si cette dernière est faible les exploratrices peuvent passer directement à l'attaque sans solliciter aucun renfort. Elles peuvent aussi donner l'assaut tandis que l'une d'elles revient au nid recruter d'autres pillards. Dans le cas d'une exploratrice unique il y a retour obligatoire au nid mère et recrutement. Alloway pense que ce recrutement est aidé par la diffusion d'une phéromone excitatrice car il note immédiatement une augmentation de l'activité générale dans le nid. Au bout d'une minute, l'exploratrice ressort de son nid, s'arrête, fait saillir son aiguillon, applique l'abdomen au sol et se dirige vers la cible à piller. Tout laisse à penser qu'elle trace alors une piste chimique comme nous le verrons dans un autre chapitre. Elle est immédiatement suivie par plusieurs dizaines d'ouvrières esclavagistes et même par quelques esclaves qui suivent très exactement son chemin en tâtant la piste avec leurs antennes. Le recrutement individuel précédant se transforme ici en un *recrutement de groupe*. Mais il faut noter l'extrême variabilité de la séquence comportementale ; en fait il n'y a jamais deux raids parfaitement identiques. Alloway pense qu'à chaque raid il y a estimation

des besoins et adoption de la réponse la plus adéquate de façon à tenir compte à la fois des caractéristiques démographiques des esclavagistes et de la société cible.

Chez *Polyergus* ou *Raptiformica* qui possèdent beaucoup plus d'ouvrières, le recrutement s'apparente à un *recrutement de masse* mettant en œuvre plusieurs centaines d'individus qui se déplacent à plusieurs dizaines de mètres de leur nid (Forel 1874 ; Brun et Kutter 1949 ; Dobrzańska et Dobrzański 1960). Dans ces conditions l'intervention de signaux chimiques est requise. C'est le cas de *Formica sanguinea* chez laquelle l'exploratrice dépose une phéromone de piste lors de son trajet retour vers le nid (Régnier et Wilson 1971). Il s'agit d'une sécrétion issue de l'intestin postérieur. Une piste artificielle tracée à l'aide de trois broyats d'intestin postérieur suffit à attirer trente ouvrières pendant cinq minutes. La piste étant renforcée en permanence par les ouvrières de retour vers leur nid on comprend pourquoi des centaines de Fourmis sont recrutées. *Polyergus breviceps* (Topoff et Lamon 1982) utilise pour sa part à la fois des signaux chimiques et des repères topographiques.

Dobrzańska et Dobrzański (1960) et Czechowski (1977) ont étudié très soigneusement les raids de la Fourmi amazone *Polyergus rufescens*. Ils sont déclenchés par quelques douzaines « d'activateurs » qui montrent une importante agitation. Ils sont suivis par un flot intense d'ouvrières jaillissant des profondeurs du nid pour former un tapis roulant large d'une dizaine de centimètres (Forel 1874). La direction prise par la colonne dépend entièrement de celle prise par les activateurs. Il suffit d'ailleurs de les supprimer pour arrêter le raid ou de les dérouter pour changer la direction de l'essaim. C'est ce qui amène Czechowski (1977) à penser que le rôle de ces activateurs consiste à stimuler la société entière au moyen de phéromones. Plus tard des changements interviennent dans la tête de la colonne : les premiers individus après avoir parcouru quelques douzaines de centimètres s'écartent et se laissent glisser en queue de colonne. Leurs remplaçants feront de même un peu plus tard. Ce comportement permettrait aux Fourmis de tête de baliser la piste à suivre avec une phéromone fraîche ; celle-ci écoulée, ces ouvrières se laisseraient dépasser par des individus plus riches en phéromones.

b) Les combats

Les espèces agressées sont bien sûr amenées à se défendre, d'où des combats souvent acharnés. La technique utilisée dépend en particulier des caractéristiques physiques. Ainsi les espèces armées de mandibules sans dents, en forme de sabre, comme les *Strongylognathus* ou les *Polyergus*, les utilisent pour transpercer la tête de leurs adversaires (fig. 35). Nombreux sont les

auteurs qui, à la suite d'Huber en 1810, ont observé des raids de la Fourmi amazone : Forel (1874), Dobrzańska et Dobrzański (1960), Beck (1961), Talbot (1967), Czechowski (1977). La défense des *Formica* attaqués est très brève ; elle se limite à essayer d'intercepter les premières amazones ; en cas d'échec, les *Formica* refluent et essaient de fermer les entrées de leur nid avec des graviers ou des bouts de bois. Les amazones bousculent ces défenses, pénètrent dans le nid et une à deux minutes plus tard ressortent en masse chargées des cocons de leur ennemi. Il est vraisemblable que des phéromones émises par les *Polyergus* désorganisent la défense des *Formica*. L'existence de telles phéromones a été formellement démontrée par Régnier et Wilson (1971) et Wilson (1975 b) chez *Formica pergandei*, une Fourmi esclavagiste nord-américaine. Cette espèce possède une glande de Dufour hypertrophiée qui contient de grandes quantités de trois acétates. Projetées pendant la bataille ces phéromones ont une double action : d'une part elles attirent d'autres esclavagistes, d'autre part elles ont un effet de panique sur les Fourmis attaquées qui se dispersent. Aussi sont-elles appelées par leurs auteurs des *substances de propagande*.

Les *Harpagoxenus* utilisent leurs mandibules différemment ; ils coupent comme avec des ciseaux les appendices de leurs adversaires (Buschinger *et al.*, 1980). Leur aiguillon n'est pas utilisé pour piquer mais plutôt pour émettre une phéromone d'alarme (Maschwitz et Kloft 1971).



Fig. 35 : Raid de pillage de la Fourmi amazone *Polyergus rufescens*. Les ouvrières esclavagistes (en blanc) sortent d'un nid de *Formica fusca* (en gris) et s'enfuient en emportant les cocons des fusca. Ces cocons donneront naissance aux futures esclaves. Le sol est jonché de cadavres de *F. fusca* qui ont tenté de résister aux esclavagistes. Ces dernières transpercent la tête de leurs ennemis à l'aide de leurs mandibules en forme de sabre (d'après Wilson, 1975).

D'autres Myrmicinae utilisent réellement leur aiguillon : *Leptothorax duloticus*, *Epimyrma gösswaldi* saisissent l'ennemi avec leurs mandibules et tentent de le piquer de préférence dans la région des pièces buccales.

Une mention particulière doit être faite pour *Harpagoxenus americanus* (Wesson 1939). Il saisit ses ennemis par les antennes, les tire en arrière puis les jette au sol. La victime, très excitée, fuit la zone des combats mais échappe à la mort.

c) La capture et le transport du couvain pillé

Toutes les descriptions de raids dans la nature font mention du transport des nymphes vers le nid de l'esclavagiste. Forel (1874) note que les amazones ont une technique très particulière pour charrier les cocons des *Formica fusca* (fig. 35). Elles ouvrent très largement leurs mandibules en forme de sabre de telle sorte que le cocon soit compris dans l'arc décrit par les mandibules. Ainsi il n'y a aucun risque de lésion. Les Fourmis non esclavagistes préfèrent pincer légèrement le cocon entre leurs mandibules dentées, comportement qui ne serait pas sans risque s'il était pratiqué par les amazones et leurs mandibules effilées.

Les *Harpagoxenus* améliorent leur chance de capture en arrosant les nymphes visées du contenu de la glande de Dufour (Buschinger *et al.* 1980). Or cette sécrétion éloigne les ouvrières de l'espèce esclave qui seraient tentées de récupérer leur bien.

Il arrive parfois que les auteurs décrivent la capture et le transport non seulement des nymphes mais aussi des larves, des œufs voire des adultes. Buschinger et Winter (1978) et Winter (1979 a) ont même vu des ouvrières d'*Harpagoxenus sublaevis* capturer des nymphes sexuées de *Leptothorax*. Les mâles sont dévorés tandis que les reines éclosent dans le nid de l'esclavagiste. Les ouvrières de l'esclavagiste leur rognent alors les ailes si bien que ces reines non fécondées se conduiront exactement comme des ouvrières esclaves dans leur nouveau nid.

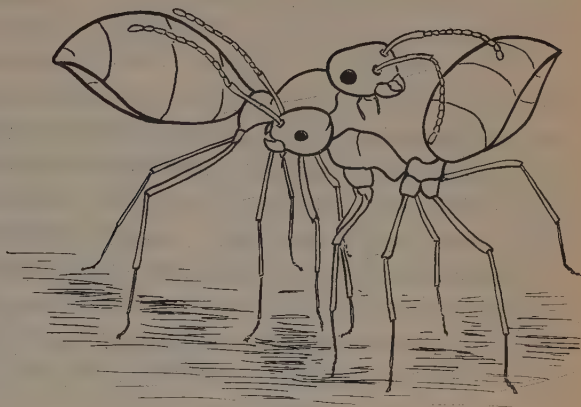
En fait Buschinger *et al.* (1980) pensent que les captures de jeune couvain sont des artefacts qui se produisent seulement dans des conditions expérimentales au laboratoire. Dans la nature il semble bien que seules les nymphes fassent les frais des raids de pillage. C'est ce stade qui demande d'ailleurs le moins de soins et qui permet l'intégration aisée du jeune adulte qui va éclore dans sa nouvelle société (cf. Conclusion). De fait il semble qu'au moins dans certaines circonstances, les esclavagistes, si elles sortent le jeune couvain d'un nid pillé, le font plus pour le mettre à l'écart que dans l'intention de le ramener au nid (Buschinger *et al.* 1980).

4. L'ORIGINE DE L'ESCLAVAGISME

La première tentative d'explication de l'esclavagisme est due à Darwin dans ce qui devait devenir un best-seller de la Biologie *Sur l'origine des espèces par le moyen de la sélection naturelle* (1859) : à l'occasion des raids de ravitaillement, des Fourmis s'emparent des nymphes d'une société voisine ; lorsque le butin est abondant, une partie des cocons éclosent avant d'être dévorés dans le nid de la Fourmi prédatrice. Cette hypothèse a été combattue par Wasmann (1909) qui, constatant que la reine ne participe pas aux raids, fait remarquer combien il lui serait difficile de « sélectionner » ce comportement et de le transmettre à sa descendance.

Une deuxième hypothèse a été proposée par Wilson (1971, 1975 a, c). Elle fait appel à la compétition territoriale entre colonies voisines appartenant à une même espèce ou à des espèces très proches. Ces combats entre espèces sont très fréquents chez les Fourmis. Il s'agit ici d'espèces pouvant se suffire et qui savent parfaitement élever leur couvain. Par exemple Kutter (1957) observe que, dans des conditions expérimentales des sociétés de *Formica fusca* artificiellement placées côte à côte fusionnent après le combat : les reines de la colonie la plus faible sont tuées, le couvain et les adultes de cette société sont transportés et intégrés à la société la plus forte. Cette pratique évoque bien sûr une mise en esclavage telle que nous l'avons décrite plus haut, mais elle a lieu ici au sein d'une même espèce. D'autres exemples existent chez *Leptothorax acervorum* (Buschinger 1974 a), *Tetramorium caespitum* (Wilson 1975) ou *Leptothorax curvispinosus*, *L. ambiguus* et *L. longispinosus* (Alloway 1980). Ce dernier auteur crée expérimentalement des conditions de conflit entre colonies d'espèces différentes ou non en les logeant dans une enceinte étroite. Les interactions qui en résultent vont de la coexistence à l'anéantissement d'une des sociétés. Mais, dans certains cas, les ouvrières et le couvain de la société la plus faible sont annexés par la colonie la plus forte et peuvent alors être considérés comme esclaves. L'hypothèse de Wilson a reçu quelque crédit supplémentaire avec la découverte, cette fois dans des conditions naturelles et non artificielles, du premier exemple d'esclavagisme intraspécifique (Hölldobler 1976 a, 1982 c). *Myrmecocystus mimicus* est une Fourmi « pot de miel » du désert de l'Arizona. Il arrive fréquemment que les territoires de deux sociétés se chevauchent, ce qui entraîne des confrontations importantes. Cependant, contrairement à ce qui se produit chez la plupart des espèces étudiées, ces conflits n'entraînent ni batailles ni victimes. Il s'agit de « tournois » se déroulant sur la frontière avec manifestation de comportements stéréotypés : les Fourmis se dressent sur leurs pattes, s'affrontent en relevant très haut l'abdomen et exécutent une sorte de

Fig. 36 : Les tournois des Fourmis « pot de miel » *Myrmecocystus mimicus*. Les ouvrières de nids voisins de ces Fourmis s'affrontent dans des combats ritualisés marqués par des danses latérales. La société vainqueur s'empare des ouvrières et des cocons de la société vaincue et les intègre. Il s'agit peut-être là de l'origine de l'esclavagisme (d'après Hölldobler, 1976).



danse latérale au cours de laquelle elles se touchent mutuellement des antennes (fig. 36). Au bout de 10 à 30 secondes l'une des deux ouvrières fait sa soumission et la cérémonie cesse. Ces tournois mettent en action des centaines d'ouvrières et peuvent durer plusieurs jours avec des repos nocturnes. Finalement la reine de la société vaincue est tuée et les ouvrières et le couvain sont intégrés à la société victorieuse. Il est évidemment tentant de voir là l'origine d'un esclavagisme qui est ici très facultatif mais pourra devenir obligatoire avec d'autres espèces.

Buschinger (1970) et Buschinger *et al.* (1980) récusent cette interprétation.

Pour eux les esclavagistes intraspécifiques ne font qu'essayer d'établir leur territoire dans un nouvel environnement et leur comportement doit être compris comme de simples interactions territoriales. De plus la comparaison des cycles vitaux des esclavagistes vrais et des esclavagistes intraspécifiques amène à constater que ces derniers ne sont pas toujours dépendants d'une espèce étrangère pour réussir leur fondation. Or c'était là une des règles qui permettait de définir les espèces esclavagistes.

Buschinger (1970) envisage donc une origine différente de l'esclavagisme. Certaines Fourmis comme *Formica exsecta* ont des sociétés abritant plusieurs reines fonctionnelles (polygynie) et il n'y a pas de limites nettes entre les différents nids puisque un échange plus ou moins constant de couvain et d'ouvrières a lieu (polydomie). Les nouveaux nids sont créés par bouturage, une ou plusieurs reines quittant un vieux nid en compagnie d'un groupe d'ouvrières. L'esclavagisme pourrait avoir pour origine de telles espèces polygynes et polydomes : il suffirait qu'une population de reines génétiquement

quement incapables de fournir des ouvrières en nombre convenable apparaisse pour que le recours à l'emprunt d'ouvrières devienne nécessaire.

Quant aux espèces aptes à devenir esclaves, Le Moli (1980) a montré qu'elles doivent être capables d'apprendre à soigner le premier cocon rencontré au cours de leur vie, donc le cocon de l'esclavagiste. C'est effectivement le cas des Fourmis du groupe *rufa* comme l'a établi Jaisson (1975 a, b) pour *F. polyclena* : une jeune ouvrière séparée de ses sœurs le jour de sa naissance accepte et élève des cocons d'espèces étrangères. L'observation montre qu'en effet de nombreuses espèces esclaves appartiennent au groupe *rufa*. Par contre l'observation montre que des espèces comme *Lasius niger* qui détruisent systématiquement tous les cocons étrangers, même si elles n'ont été en contact qu'avec ces derniers, ne fournissent jamais des esclaves.

III. L'INQUILINISME

Il s'agit du degré ultime atteint par le parasitisme social. L'espèce parasite est entièrement dépendante de son hôte pour toutes les phases de son cycle vital : fondation, nidification, ravitaillement, élevage du couvain, etc. Le rôle des ouvrières parasites est si peu important que dans certains cas elles disparaissent totalement, l'espèce n'étant plus représentée que par des reines et des mâles.

1. LA REINE DE L'HÔTE EST CONSERVÉE

Dans la première série, la ou les reines de la Fourmi parasitée sont conservées, si bien que cette dernière ne semble pas menacée à court terme par l'association puisqu'elle continue à produire son propre couvain. Le cas le plus simple est celui de *Kyidris yaleogyna* parasite de *Strumigenys loriae* (Wilson et Brown 1956). La biologie de cette Fourmi de Nouvelle-Guinée montre peut-être le premier maillon du parasitisme vrai permanent. En effet les ouvrières parasites sont très nombreuses, aussi nombreuses parfois que celles de l'hôte - et surtout *actives* -. Elles participent à l'élevage du couvain et sortent du nid à la recherche de la nourriture. En fait l'association ressemble aux nids composés dont nous avons parlé plus haut à une exception fondamentale près : *l'élevage du couvain des deux espèces se fait en commun*. De plus *K. yaleogyna* n'a jamais été trouvée en sociétés indépendantes, ce qui permet d'en faire un parasite permanent.

Tout à fait comparable est *Monomorium metoecus* parasite de *Monomorium minimum* (Wilson et Brown 1958) : les ouvrières sont nombreuses, actives, parfaitement constituées.

Une étape importante est franchie avec *Plagiolepis grassei* (Le Masne 1956 b ; Passera 1968). Cette Fourmi est connue dans la région de Banyuls où une quinzaine de sociétés y ont été trouvées. Ailleurs elle est très rare : par exemple dans le Lauragais et le Bas-Quercy, sur des milliers de sociétés récoltées de la Fourmi hôte *Plagiolepis pygmaea*, deux seulement étaient parasitées. *P. grassei* ne possède que quelques ouvrières - moins de 160 -, très petites, fragiles et présentant une gynécoïdie marquée : présence d'ocelles et de moignons alaires. Ces ouvrières n'ont plus aucun rôle dans l'élevage du couvain ou dans la recherche de la nourriture. Elles restent à l'intérieur de la société, quémendant leur nourriture. La reine et le mâle *P. grassei*, quoique de petite taille, sont normalement constitués.

Ces ouvrières fragiles et inactives peuvent disparaître. C'est le cas chez divers *Leptothorax* parasites comme *L. kutteri*, *L. gösswaldi* et *L. buschingeri*, hôtes de *Leptothorax acervorum*. La première espèce a été trouvée et étudiée par Buschinger (1965) puis par Kutter (1967). L'élevage en laboratoire a montré qu'elle est définitivement privée d'ouvrières. L'espèce est réduite à la présence d'une reine et d'un mâle d'ailleurs parfaitement normaux si l'on exclut la présence chez la femelle d'une épine sous le post-pétiole, marque des *Leptothorax* parasites.

Chez *Plagiolepis xene* découverte par Stumper et Kutter (1952) et étudiée par Kutter (1952) et Passera (1964) il y a aussi absence totale d'ouvrières. Le reine est d'une taille minuscule puisque plus petite que la majorité des ouvrières de l'hôte *Plagiolepis pygmaea*. Certains individus sont anormaux et présentent des ailes réduites. Mais les individus les plus curieux sont les mâles en raison de leur gynécoïdie extraordinaire : ils sont toujours aptères et leurs pièces génitales étant rejetées en position ventrale il est très difficile de les distinguer des reines de leur espèce. L'existence de ces mâles aptères a pour conséquence d'interdire tout vol nuptial, l'accouplement se produisant dans le nid entre frères et sœurs (adelphogamie).

Très voisine est l'espèce *Aporomyrmex ampeloni* qui vit au dépens de *Plagiolepis vindobonensis* à Wachau en Autriche (Faber 1969) dont on peut se demander pourquoi elle est rangée dans un genre différent. Là encore il n'y a pas d'ouvrières et Faber distingue quatre formes de femelles selon la présence ou l'absence d'ailes et la réduction plus ou moins forte du thorax.

L'évolution ultime est atteinte par *Teleutomyrmex schneideri*, un parasite extraordinaire de *Tetramorium caespitum*. Près de Zermatt dans les Alpes suisses la vallée suspendue de Saas-Fee constitue un biotope privilégié

quant à la présence de Fourmis parasites sociaux puisque sur quelques hectares Kutter (1950, 1969) et Stumper (1950) outre le *Teleutomymex* y ont trouvé cinq autres parasites : *Anergates atratulus*, *Epimyrma stumperi*, *Leptothorax gösswaldi*, *Leptothorax kutteri* et *Doronomyrmex pacis*. Il y avait là de quoi honorer toute une génération de myrmécologues sans compter la Paix, puisque *D. pacis* a été découvert le 8 mai 1945 !

Le *Teleutomymex schneideri* est totalement dépourvu d'ouvrières. Le mâle est minuscule (2 mm), larvoïde mais encore ailé. Les pièces buccales sont réduites si bien qu'il est dans la dépendance totale de l'hôte pour se nourrir. Il est même dépourvu de l'organe de nettoyage tibio-tarsal qui, chez les Fourmis, permet l'entretien des antennes. Les reines à peine plus grandes ont un abdomen circulaire, très aplati et concave par dessous (fig. 37). Après fécondation cet abdomen est distendu. Une autre modification adaptative est constituée par l'élargissement des tarsi des pattes qui en font de véritables organes fixateurs. En effet, les reines parasites chevauchent la reine de l'hôte en se cramponnant à son thorax ou à son abdomen. Il peut ainsi y avoir jusqu'à huit reines *T. schneideri* suspendues à la reine *Tetramorium*, paralysant pratiquement ses mouvements. A défaut des reines de l'hôte, les parasites s'accrochent selon l'occasion à des ouvrières, à des nymphes ou même à des cadavres. C'est dans cette position qu'elles pondront leurs œufs, aussitôt emportés et soignés par les ouvrières *Tetramorium*.

Les *Teleutomymex* présentent d'autres signes de parasitisme et de dégénérescence (Brun 1952 ; Gösswald 1953) : les glandes labiales et post-pharyngiennes sont réduites et les glandes maxillaires et métapleurales manquent. Les téguments sont minces, l'aiguillon et la glande à poison très

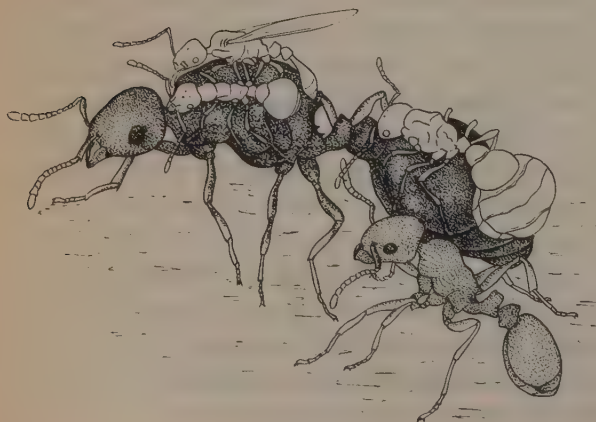


Fig. 37 : L'évolution ultime du parasitisme social. *Teleutomymex schneideri* est totalement dépourvu d'ouvrières. Les reines (en blanc) très petites vivent accrochées à l'abdomen ou au thorax de la reine hôte (en gris) *Tetramorium caespitum*. Leur abdomen est circulaire, aplati et concave ; après fécondation (reine parasite chevauchant l'abdomen) il enflé et se distend (d'après Linsenmaier, in Kutter, 1969).

réduits. Les mandibules sont atrophiées. Le système nerveux lui-même porte la marque du parasitisme avec un cerveau de taille réduite et une dégénérescence des centres associatifs ; le long de la chaîne nerveuse ventrale on note des fusions de ganglions. Par contre ces Fourmis possèdent un grand nombre de glandes unicellulaires localisées sous la cuticule du thorax, du pétiole et de l'abdomen. Elles sont associées à des poils et sécrètent sans doute un liquide attractif. En effet Stumper note que les ouvrières de *Tetramorium* lèchent leur parasite avec plus d'assiduité qu'elles ne le font pour leur propre reine.

L'accouplement a lieu dans le nid même puis les reines s'envolent. Stumper (1950) pense que l'introduction dans un nouveau nid se fait probablement par entrée passive sur le dos d'une ouvrière. En tout cas l'adoption ne semble pas poser de problèmes : des sociétés de *Tetramorium* de Saas-Fee dépourvues de parasites acceptent facilement des *Teleutomyrmex* alors que les sociétés originaires du Luxembourg se sont montrées hostiles.

Cette Fourmi, qui est donc la seule à présenter un comportement d'ecto-parasite, réalise le stade ultime de la myrmécobiose où s'effacent les frontières entre les parasitismes social et individuel. Son nom, *Teleutomyrmex*, qui signifie *Fourmi finale* est ainsi parfaitement justifié.

2. LA REINE DE L'HÔTE EST SUPPRIMÉE

La même évolution que celle décrite dans le paragraphe précédent va se produire. On connaît d'abord des espèces possédant des ouvrières en nombre réduit et des sexués non dégénérés d'aspect normal. On peut citer *Epipheidole inquilina* parasite de *Pheidole pilifera* (Wheeler 1910 ; Creighton 1950). La reine parasite ressemble beaucoup à celle de l'hôte mais elle est plus petite et possède un post-pétiole volumineux.

Les ouvrières peuvent être absentes comme chez *Monomorium santschii* qui, en Afrique du Nord, parasite *Monomorium salomonis* (Forel 1906). Les mâles et les femelles sont ailés et pourtant la fécondation a lieu à l'intérieur du nid. La jeune reine parasite force l'entrée d'un nid hôte où elle est adoptée sans difficulté. Elle n'élimine pas la reine légitime laissant ce soin aux ouvrières *M. salomonis* qui, en la matière, font preuve d'un jugement qui justifie leur nom !

Le stade ultime est atteint ici par *Anergates atratulus* qui présente quelque analogie avec *Teleutomyrmex schneideri*, ne serait-ce que parce qu'il parasite le même hôte *Tetramorium caespitum*. *Anergates* est connu depuis plus d'un siècle (Schenck 1852) et a été particulièrement bien étudié par Wasmann (1891), Janet (1897), Wheeler (1910), Crawley et Donisthorpe (1912),

Gösswald (1954), Kutter (1969). Le mâle est aptère, sa couleur d'un blanc sale le faisant ressembler à la nymphe ; son abdomen est arqué et dissimule l'appareil copulateur. Meyer (1955) a montré que les caractères dégénérés du mâle se retrouvent dans l'anatomie interne : tractus digestif, glandes exocrines, musculature, cerveau sont modifiés. L'anatomie de la femelle est normale à part la réduction de l'aiguillon. Curieusement toutes ses cellules somatiques sont géantes du fait de leur polyplôidie. Adoptée peu après sa fécondation, la reine parasite voit son abdomen gonfler et ressembler à un petit pois. Ceci est dû à l'élasticité des membranes situées entre les sclérites. L'adoption des femelles parasites semble se faire après exécution de la reine *Tetramorium* par ses propres ouvrières, comme l'a observé Kutter (1969). Gösswald (1954) estime pour sa part que l'adoption ne réussit que lorsque la femelle parasite se présente à l'entrée d'un nid de *Tetramorium* qui a déjà perdu sa reine, ce qui limite à l'extrême les chances de succès. On connaît d'autres Fourmis inquillines aussi dégénérées que l'*Anergates* ; Wasmann (1915) au Congo a décrit *Anergatides kohli* parasite d'un *Pheidole*, dont la reine est très physogastre ; le mâle est aptère et il n'y a pas d'ouvrières.

3. LES CARACTÈRES DE L'INQUILLINISME

Environ 200 espèces sont réputées parasites, encore que le doute existe pour certaines formes observées une seule fois, il y a plus de 50 ans : l'existence d'un individu différent au sein d'une population homogène ne signifie pas toujours qu'il s'agit d'un représentant d'une autre espèce ; cela peut être un intercaste ou un individu parasité ; par exemple des Nématodes de la famille des Mermithidae, parasites internes d'ouvrières ou de soldats, peuvent déterminer des modifications morphologiques qui peuvent faire croire à l'existence d'une nouvelle espèce (Passera 1975). Il en est de même pour les Fourmis parasitées par les cysticercoïdes de Cestodes de la famille des Dilipididae : Plateaux (1972) a été sur le point de décrire une nouvelle Fourmi parasite de *Leptothorax nylanderi* alors qu'il s'agissait d'un sujet porteur de cysticercoïdes. Certaines Fourmis capturées une seule fois et considérées comme des espèces parasites comme *Xenometra gallica*, *Myrmica myrmecophila*, etc., devraient faire l'objet d'études complémentaires (Péru 1982). Seul l'élevage dans des conditions contrôlées permettrait de lever l'ambiguïté.

Les caractères que l'on peut dégager des espèces suffisamment connues peuvent être énoncés comme suit :

a) La règle d'Emery

Espèces hôtes et espèces parasites présentent toujours une étroite parenté. Cette parenté pressentie par Wasmann (1909) a été énoncée de façon très claire par Emery (1909). Il s'agit souvent d'espèces appartenant à un même genre tels que *Plagiolepis pygmaea* et ses deux parasites *P. xene* et *P. grassei* ou *Leptothorax acervorum* et ses parasites *L. kutteri*, *L. gösswaldi* et *L. buschingeri*. Cette proche parenté entre hôte et parasite suggère un lien phylogénétique entre eux, ce qui a dû favoriser les premières relations parasitiques (Buschinger 1970).

b) Répartition

Il est frappant de constater que la presque totalité des cinquante espèces pratiquant l'inquilinisme appartiennent aux Myrmicinae. On ne connaît qu'un seul exemple chez les Myrmecinae et six chez les Formicinae. Le genre *Formica* avec ses dizaines d'espèces répandues dans toute la région holartique ne compte par exemple qu'une seule espèce parasite : *Formica talbotae* un parasite sans ouvrières de *F. obscuripes* dans le Michigan (Wilson 1976 c ; Talbot 1976). Le genre *Lasius* n'en compte aucune. Peut-être les Myrmicinae comme les *Leptothorax* sont-ils plus faciles à parasiter en raison du petit nombre de leurs ouvrières et de leur faible combativité.

Il est curieux aussi de constater que la plupart des Fourmis parasites sont connues en Europe et en Amérique. Faut-il incriminer seulement le manque de myrmécologues en Afrique noire et en Asie ?

La répartition à plus petite échelle est peut-être plus riche d'enseignements. Un grand nombre d'espèces parasites de haute montagne ont été décrites ; nous avons déjà cité l'exemple de la Vallée de Saas-Fee dans les Alpes suisses à 2 000 mètres d'altitude. Stumper (1950) pense que l'alternance des températures, l'altitude, les radiations ultraviolettes peuvent favoriser l'apparition de mutations à l'origine de nouvelles espèces myrmécobiontiques. Assez souvent aussi on a remarqué que certaines myrmécobioses se concentrent aux frontières des biotopes de l'espèce hôte ; c'est vrai pour *Anergates atratulus* *Tetramorium caespitum* en Europe, ou pour *Epimyrma algeriana* qui réduit en esclavage *Leptothorax spinosa* (Cagniant 1968). Cette *Epimyrma* abonde dans les micro-climats froids et humides de l'Atlas de Blida où l'hôte pourrait offrir une moindre résistance à l'invasion. C'est vrai aussi pour *Formica talbotae* qui parasite *F. obscuripes* à la limite Est de l'aire de répartition de l'hôte (Talbot 1976). Il semble toutefois qu'il soit difficile

de généraliser. *Plagiolepis xene* abonde au sein même du biotope le plus typique de l'hôte *P. pygmaea*, que ce soit dans le Roussillon ou dans le Lauragais.

Par contre les auteurs signalent souvent la nidification « contagieuse » des parasites dont on trouve plusieurs sociétés côte à côte. Ceci est dû en grande partie à la difficulté ou à l'absence d'essaimage puisque de nombreux sexués parasites sont aptères.

c) Les degrés de l'inquilinisme et l'évolution

Entre *Kyidris yaleogyna* qui possède des ouvrières actives en nombre raisonnable et dont les sexués sont normaux et *Teleutomyrmex schneideri* privé d'ouvrières dont les sexués sont complètement dégénérés, il existe tous les intermédiaires évoluant dans le sens d'une dépendance de plus en plus totale à l'égard de l'hôte. Cette vie parasitaire entraîne l'existence d'un syndrome de l'inquilinisme selon l'expression de Wilson (1971) :

- les sexués sont toujours de taille réduite : les reines de *Plagiolepis xene* sont non seulement plus petites que les reines de l'hôte mais aussi plus petites que la majorité des ouvrières de l'hôte *P. pygmaea* ;

- les ailes des sexués sont souvent réduites ou mal formées et l'aptérisme total est fréquent. En conséquence les vols nuptiaux sont rares ou absents, ce qui impose un accouplement à l'intérieur ou aux abords immédiats du nid entre mâles et femelles issus d'une même société (adelphogamie). La dispersion est faible et entraîne l'existence de biotopes à forte concentration en parasites séparés par des espaces sains ;

- les espèces pratiquant l'inquilinisme présentent des caractères morphologiques communs : réduction du nombre des articles aux antennes, réduction des pièces buccales, réduction de la sculpture cuticulaire, présence d'une épine située sous le deuxième article du pétiole des Myrmicinae parasites, etc.

La tendance à une évolution vers un parasitisme de plus en plus poussé existe même au sein d'un même genre. Considérons *Plagiolepis pygmaea* et son cortège de parasites, *P. grassei* et *P. xene* (tableau I). On remarquera que lorsqu'il est question de caractères qualitatifs (existence d'un essaimage ou d'un couvain dormant par exemple) *grassei* se rapproche plus souvent de *pygmaea* que de *xene*. Lorsqu'il s'agit de caractères quantitatifs (longueur des reines, nombre d'ouvrières, etc.) *grassei* se situe entre l'hôte et *xene*. Il apparaît ainsi qu'à partir d'une même souche, les deux parasites ont atteint des étapes évolutives différentes (Le Masne 1956 a, b ; Passera 1964, 1968,

1969 a, c, 1977 b). Le sens d'une évolution *pymaea-grassei-xene* est vérifié aussi lorsqu'on examine la biologie des espèces. Nous avons déjà vu que si la reine *grassei* se comporte exactement comme la reine hôte *pymaea* dans le contrôle de la ponte des ouvrières et dans celui de l'élevage des nouvelles reines, la femelle *xene* a perdu ce pouvoir royal.

TABLEAU I

L'évolution des espèces parasites *Plagiolipsis grassei* et *Plagiolipsis xene*

	<i>P. pymaea</i> hôte	<i>P. grassei</i> parasite intermédiaire	<i>P. xene</i> parasite extrême
Longueur des reines	2,6 à 4,5 mm	1,6 à 2,4 mm	1,2 à 1,8 mm
Développement des ailes des reines	normal	normal	variable, tendance à l'aptérisme
Nombre de reines	1 à 30. Exceptionnellement jusqu'à 300	1 à 24	souvent plus de 100
Habitus des mâles	normal ; ailes fonctionnelles	tendance à la gynécoïdie ailes parfois réduites	forte gynécoïdie, ailes toujours absentes
Nombre des ouvrières	de 200/300 à 5 000	de 1 à 160 gynécoïdie très forte	0
Longueur des œufs des reines	0,36 à 0,54 mm	0,30 à 0,39 mm	0,24 à 0,33 mm
Ordre d'apparition des castes	ouvrières puis sexuées	sexuées puis ouvrières	—
Répartition des sexués ailés dans les colonies	les deux sexes naissent dans des colonies différentes	les deux sexes naissent dans les mêmes colonies	les deux sexes naissent dans les mêmes colonies (adelphogamie)
Essaimage	oui de façon régulière	oui de façon régulière	non ou exceptionnel

d) La nuisance des espèces parasites

Lorsque la reine hôte est tuée par ses propres ouvrières ou par la reine parasite il est clair qu'à terme la société est condamnée ; elle s'éteindra avec la mort des ouvrières hôtes qui ne sont pas renouvelées. Le problème semble plus complexe lorsque le parasite épargne la ou les reines hôtes. Dans certains cas la nuisance est évidente : la reine parasite de *Myrmecia inquilina* dévore les œufs de son hôte *M. vindex* (Haskins et Haskins 1964). Quelquefois il est plus difficile de mesurer le degré exact des dommages causés par le parasite. Pourtant le préjudice existe ainsi que cela a été montré dans la myrmécobiose *Plagiolepis pygmaea*-*Plagiolepis xene* (Passera 1969 c, 1972). Des lots formés d'une reine *pygmaea* accompagnée d'ouvrières produisent pendant une période de référence une moyenne de 11,33 ouvrières. Si l'on ajoute à ces mêmes lots dix reines du parasite *xene*, la production d'ouvrières *pygmaea* chute à 1,75. Toute la force de la société est utilisée à produire des sexués du parasite, environ 10,25 par lot. Un examen attentif montre que le parasite agit sur la fécondité de la reine hôte entraînant une diminution de moitié de sa production d'œufs. Si cette tendance persiste, le nid d'accueil dégénérera et mourra. Mais il entraînera bien sûr dans sa chute une grosse population parasite ce qui épargnera à des nids sains d'être parasités. Le parasite risque donc de périr de ses propres excès ; tout est affaire d'équilibre. Tant que la production du parasite demeure à un taux raisonnable et qu'elle respecte la production de l'hôte, les ouvrières *pygmaea* élèvent des *xene*. Si *xene* prolifère il y a « suicide » du nid hôte, ce qui arrête l'invasion.

La table des Fourmis

Une des principales activités à laquelle se consacrent les Fourmis est assurément la recherche et la collecte de la nourriture. Elles font preuve dans cette occupation d'un éclectisme important et d'une grande variabilité : à côté de genres à régimes alimentaires variés, on trouve des genres beaucoup plus spécialisés, certains se nourrissant même de groupes zoologiques qui passent souvent inaperçus. Enfin la collecte alimentaire ou la particularité des régimes a engendré des comportements spectaculaires qui ont grandement contribué à intriguer voire passionner hommes de science et grand public.

I. LES RÉGIMES ALIMENTAIRES

Au moins sous nos climats, la plupart des Fourmis ont un régime alimentaire varié mêlant les proies animales aux productions végétales et aux jus sucrés. On peut les qualifier de Fourmis généralistes.

1. LES FOURMIS GÉNÉRALISTES

Nous prendrons pour exemple les espèces du groupe *Formica rufa*.

Ces Fourmis, impressionnantes par leurs constructions et leur activité, ne passent pas inaperçues dans nos forêts. Aussi de nombreux chercheurs

ont-ils étudié les proies qu'elles ramènent dans leur nid durant toute la belle saison. Elles sont de trois types : des proies animales (protides), du miellat de pucerons (glucides) et enfin des graines riches en lipides.

a) Les proies animales

Depuis les premiers chercheurs qui, armés d'une paire de pinces fines et de beaucoup de patience, s'installaient au bord d'une piste conduisant au nid, beaucoup de Fourmis sont passées.

Le système de récupération le plus rationnel employé de nos jours est le *capteur de Chauvin*, du nom de son inventeur (1966). On entoure la fourmilière d'une enceinte en métal léger ou en bois haute de 25 cm. Des passerelles en bois, en forme de rampes, enjambent l'enceinte là où les pistes repérées au préalable quittent le nid (*fig. 38*). Pour dissuader les Fourmis de franchir l'enceinte, cette dernière est surmontée d'une bande de feutre imprégnée de mazout qui a un effet répulsif. Le même résultat peut être obtenu en badiageonnant l'intérieur des plaques avec de la margarine dont l'oxydation des acides gras a un effet identique (Cherix 1981). De toute façon les Fourmis apprennent très vite à utiliser les passerelles.

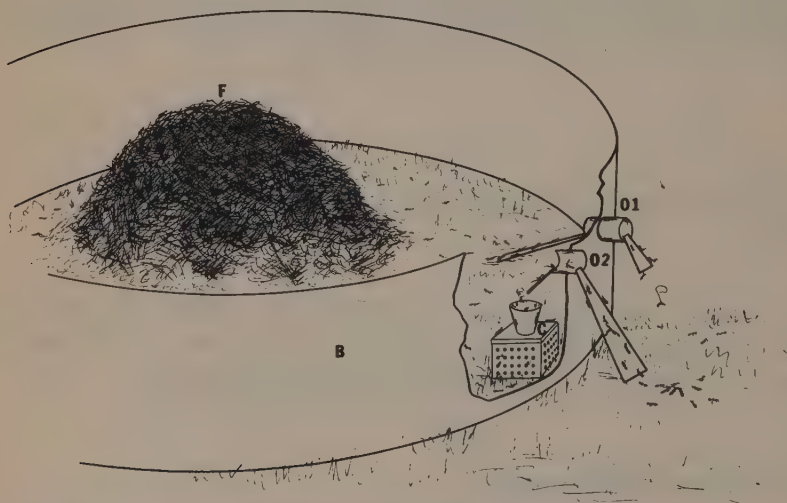


Fig. 38 : Le capteur de Chauvin. Il est destiné à récupérer les proies ramenées par les Fourmis rousses des bois. Les ouvrières quittent le nid par l'ouverture 01 percée dans l'enceinte B qui emprisonne la fourmilière F. Au retour elles empruntent la passerelle de l'ouverture 02, tombent dans l'entonnoir puis dans la boîte C qu'elles quittent par les trous en abandonnant leur charge (d'après Chauvin, 1966).

Lorsqu'on veut étudier les proies ramenées au nid, on fait aboutir les passerelles intérieures dans le capteur proprement dit ; il s'agit d'un entonnoir relié à une boîte percée de trous de 2,5 mm de diamètre. Les Fourmis qui rentrent au nid empruntent la passerelle, tombent dans l'entonnoir puis dans la boîte. Pour sortir par les petits trous elles doivent abandonner leurs proies qui peuvent être ainsi récupérées à heure fixe.

Nous prendrons comme exemple l'activité de la supercolonie de *Formica lugubris* qui regroupe des centaines de nids élémentaires dans le Jura suisse et dont nous avons déjà parlé dans le chapitre d'introduction (Cherix 1981).

Spectre des proies récoltées

Les Insectes constituent 76 % des proies contre 24 % pour les autres Arthropodes (Arachnides et Myriapodes principalement) auxquels s'ajoutent quelques Mollusques et Lombriciens.

Hémiptères

Avec 38 % du total des proies, ils forment le groupe le plus important. Ce sont essentiellement des Pucerons (30 %). Beaucoup d'auteurs comme Wellenstein (1952) ont considéré que les Pucerons étaient transportés à l'intérieur de la fourmilière pour y être exploités pour leur miellat. Mais Cherix note que les Pucerons récupérés dans le capteur sont écrasés, mutilés ou transpercés par les mandibules. D'autre part ils sont absents de l'intérieur de la fourmilière. On doit donc les considérer comme des proies. Les observations de Torossian (1980) en Cerdagne, aboutissent à la même conclusion.

La manière dont ils sont capturés a été analysée d'après un enregistrement cinématographique automatique par Cherix. Les Pucerons installés sur un tronc d'épicéa fréquenté par les Fourmis exécutent trois types de mouvements :

- des mouvements pendulaires sans déplacement du rostre ;
- des déplacements courts inférieurs à 1 cm ;
- des déplacements longs jusqu'à 5 cm.

C'est seulement dans le dernier cas que les ouvrières deviennent agressives et s'emparent des Pucerons. On est amené ainsi à penser que le principal facteur déclenchant le comportement de prédation est la perception du mouvement, encore que la capture se poursuive la nuit en pleine obscurité.

Diptères

Avec 14 % des proies, ils constituent le deuxième groupe. On trouve surtout des Bibions au vol très mou, des Syrphides et des Muscides.

Hyménoptères

9 % des proies ; ils sont représentés par des Ichneumons, des Chalcidiens, des Fourmis, en particulier des sexués et des Tenthredes.

Coléoptères

5 % des proies ; surtout des Curculionides ramenés sous forme de fragments de peu de valeur nutritive, des Cantharides, des Staphylins et des Scolytes.

Lépidoptères

4 % des proies ; ce sont tous des Microlépidoptères Tortricidae.

Larves

3 % des proies ; peu important numériquement, ce groupe le devient par le poids qu'il représente, les larves de Tenthredes ou de Tortricidae étant assez lourdes.

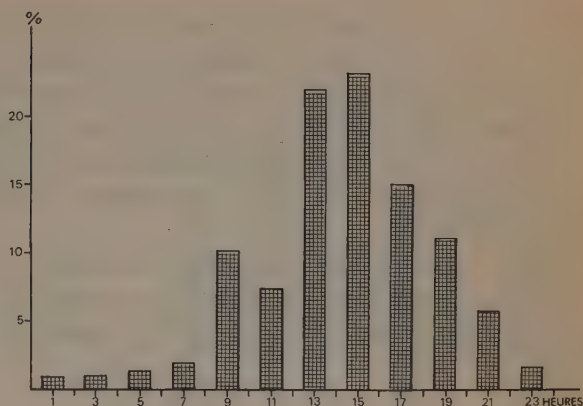
Psocoptères

3 % des proies ; les espèces capturées vivent sous l'écorce des feuillus et sur les aiguilles des conifères.

Variations quotidiennes

L'utilisation du capteur de Chauvin pendant des périodes de 24 heures permet d'obtenir des courbes de récolte de proies de type unimodal (*fig. 39*). On notera que l'activité ne cesse jamais complètement, bien qu'elle diminue fortement la nuit. Le maximum de captures a lieu entre 13 h et 16 h. Le facteur déterminant semble être la température de l'air mais ce n'est pas le seul. L'obscurité est sans doute un facteur limitant. Les pluies et les orages font chuter fortement le nombre de proies ramenées.

Fig. 39 : *Activité de récolte des ouvrières de la Fourmi rousse Formica lugubris par cycle de 24 heures. Le maximum des captures se produit entre 13 et 16 heures mais l'activité ne cesse jamais, même la nuit (d'après Cherix, 1981).*



Ces données restent valables pour l'ensemble des Fourmis du groupe *rufa*. Wellenstein (1952 à 1957), Zoebelin (1954 à 1956), Horstmann (1970), Jensen (1978) et Rosengren (1982) montrent que les facteurs météorologiques (température, pluie, obscurité) contrôlent l'activité de récolte.

L'importance du climat se manifeste aussi lorsque l'étude de la récolte porte sur sa répartition dans le temps. Dans le Jura, Cherix note que l'activité sur les pistes s'étend en moyenne du 25 mai au 10 novembre, la durée moyenne d'activité n'étant que de 169 jours. En fait la disparition des Fourmis est marquée par l'apparition des premières neiges.

Bien sûr cette activité n'est pas égale tout au long de la saison. Elle atteint un sommet en juillet-août, ce qui correspond d'une part aux jours les plus chauds, d'autre part à la présence d'un maximum de larves à nourrir. Des fluctuations se produisent, dues par exemple à des chutes de neige tardives ou à la soudaine disponibilité de proies nouvelles comme les Diptères en octobre.

Estimation du nombre de proies récoltées

La littérature myrmécologique est encombrée d'un grand nombre de données le plus souvent inexploitable car résultant d'extrapolations abusives. Il ne suffit pas en effet de multiplier le nombre de proies récoltées en une heure au mois d'août par 24, puis par le nombre de jours d'activité : on doit tenir compte des cycles quotidiens et saisonniers d'activité, c'est ce qu'a réalisé Cherix dans le Jura suisse en choisissant une société de taille moyenne. A partir de 38 données réparties dans la saison entre le 8^e et le 159^e jour d'acti-

vité il est en mesure d'exprimer le résultat sous forme d'un polynôme de régression du 7^e degré. Traitée par l'ordinateur, cette équation lui permet d'estimer que le nombre maximal de proies récoltées en une saison s'élève à 393 300 (dont 110 000 pucerons) pesant environ 1,5 kg. Si l'on considère l'ensemble de la supercolonie et de ses 1 200 fourmilières, on arrive au chiffre impressionnant de 400.10^6 proies mais il ne s'agit bien sûr que d'un ordre de grandeur.

Certaines sociétés plus peuplées que *F. lugubris*, comme *F. polyclena* ont une activité de récolte encore plus grande : Horstmann (1974) l'estime à 6,1 millions et Wellestein (1952) à 8,1 millions de proies !

b) Le miellat de pucerons

On connaît depuis plusieurs siècles l'intérêt que les Fourmis portent aux pucerons. Huber (1810) et Wheeler (1910) ont décrit comment les Fourmis récoltent le miellat produit par les Homoptères. Elles peuvent l'obtenir directement de l'anus des Aphides en sollicitant l'émission d'une goutte anale : les antennes caressent principalement les pattes du puceron tandis que les longs palpes maxillaires balayent le dos et la région anale (*fig. 40*). Le puceron ne tarde pas à réagir en émettant par l'anus le liquide sucré qui est aussitôt absorbé par l'ouvrière. C'est la traite des pucerons souvent comparée à celle des vaches à lait. Mais les Fourmis peuvent aussi récolter le miellat qui a été spontanément rejeté par le puceron à la surface des végétaux.

Dans le cas des Fourmis du groupe *rufa* leur exploitation atteint des proportions considérables. Cherix a localisé les colonies d'Homoptères régulièrement visitées par les ouvrières. Elles sont toutes situées sur des arbres ou des arbustes. Au total, huit espèces sont exploitées avec des variations en fonction de la saison ; au début de la période d'activité, ce sont les pucerons installés sur les feuilles qui sont visités alors que plus tard les Fourmis s'intéressent à ceux inféodés à l'épicéa.

La répartition de la récolte dans le temps montre qu'elle s'établit sur 24 heures avec un maximum nocturne entre minuit et deux heures et un minimum en début d'après-midi.

Pour évaluer l'importance de la « traite » des pucerons on peut procéder de façon indirecte comme Oekland (1930) ou Zoebelin (1954). Les Fourmis qui montent à vide sur le tronc d'arbre sont capturées et pesées ; on procède de même avec celles qui redescendent et par différence on détermine la quantité de miellat récolté. Mais cette méthode ne tient pas compte des Fourmis - assez nombreuses - qui redescendent à vide.



Fig. 40 : Ouvrières de la Fourmi rousse *Formica polycтена* occupées « à traire » des Pucerons (d'après Wilson, 1971).

Cherix préfère capturer et peser les Fourmis descendantes puis les faire dégorger et enfin les peser à nouveau. Il peut ainsi éliminer les Fourmis non récolteuses. Dans ces conditions il calcule qu'une ouvrière, par période de 24 heures, récolte environ 6,2 mg ce qui donne 118 à 169 g de miellat par jour pour une colonie moyenne, soit une vingtaine de kilos pour l'année.

c) Les graines

Les Fourmis du groupe *rufa* récoltent et ramènent au nid de nombreuses graines dont elles consomment la partie riche en lipides, l'élaïosome, sans que cela altère leur pouvoir germinatif. Dans le cas de *F. lugubris* Cherix a noté douze espèces différentes, dont une seule très abondante : *Thesium alpinum*. En une saison d'activité on peut estimer à 50 000 graines la totalité de la récolte.

Si l'on tente à présent d'établir un bilan énergétique on remarque l'importance considérable prise par la récolte du miellat. En volume il représente selon les auteurs 40 % (Gallé 1978) à 84 % (Horstmann 1974). Après conversion en Kcal, Cherix calcule que pour une journée d'activité le miellat atteint 63,6 % du bilan et les proies seulement 36,4 %. Si l'on se souvient que 28 % des proies animales sont des pucerons, on constate que par le biais du miellat et par la prédation directe les Fourmis du groupe *rufa* tirent la majeure partie de leurs ressources alimentaires des Homoptères.

d) La protection biologique des forêts

Depuis longtemps les forestiers savent qu'une forêt bien peuplée en Fourmis rousses des bois est moins attaquée par les Insectes qu'une forêt pauvre en Fourmis (Cotti 1963). Dans la masse des proies ramenées au nid figurent bien sûr des quantités d'Insectes nuisibles à la santé des forêts : Lépidoptères, Coléoptères, Homoptères. Il ne faut toutefois pas perdre de vue que nombre d'Insectes capturés sont au contraire utiles : les Syrphides par exemple dont les larves dévorent les pucerons, les Hyménoptères parasites. Un autre caractère négatif dû à la présence des Fourmis rousses tient à leur attirance par le miellat des pucerons. En effet les Fourmis rousses dans leur quête de liquide sucré font prospérer les populations d'Aphides. Or les pucerons produisent des dégâts dans l'accroissement en longueur des arbres.

Les meilleurs résultats et les plus indiscutables sont relevés lors de pullulations d'Insectes nuisibles. Les exemples les plus typiques ont été enregistrés lors d'attaques de *Tortrix viridina* (Lépidoptères) contre les forêts de chênes. Dans un cas précis 400 colonies récoltaient 12 300 chenilles par jour. Pour un

chêne bien fréquenté par les Fourmis la protection est complète. Des résultats analogues ont été enregistrés lors d'invasions de *Lymanthria dispar*, de *Cheimatobia brumata* ou de *Buphalus piniarius* (Lépidoptères). Des résultats satisfaisants ont été également obtenus contre les Tenthredes (Hyménoptères) dont plus de la moitié sont détruites dans un diamètre de 5 à 35 mètres autour des nids.

Ce bilan positif de l'action des Fourmis rousses a encouragé les forestiers à multiplier artificiellement les colonies dans les forêts à faibles populations et même à transplanter des colonies entières dans les forêts qui en sont dépourvues.

Les auteurs allemands ont mis au point des procédés de multiplication : on sait qu'au printemps les reines montent des profondeurs du nid vers le haut du dôme pour profiter de la chaleur. Il suffit alors de prélever une vingtaine de litres de brindilles avec son contenu et de déposer le tout à l'endroit choisi. Ce bouturage artificiel permet une extension considérable des colonies.

Plus spectaculaire est l'opération qui consiste à déménager la totalité d'une fourmilière. Pavan et ses collaborateurs italiens ont expérimenté avec succès cette technique ; au printemps, alors que les Fourmis gagnent le dôme, on jette à la pelle les nids dans des fûts en bois que l'on transporte sur le site à coloniser. C'est ainsi que des Fourmis prélevées dans les Alpes de Bergame ont été transplantées dans les Apennins à 270 kilomètres de leur lieu de naissance. Le voyage peut être encore plus long : des Fourmis rousses originaires des Alpes Lombardes ont effectué 600 kilomètres par route et par mer pour s'installer en Sardaigne. D'autres transplantations ont été réussies en Allemagne, en Pologne, en U.R.S.S. ou au Canada.

On peut aussi utiliser les Fourmis rousses comme un *indicateur biologique* renseignant sur l'état sanitaire de la forêt. C'est ce qu'a réalisé Torossian (1977, 1979 a) dans les Pyrénées-Orientales et dans les Hautes-Alpes. En effet le volume du dôme qui est lié à la vitalité de la fourmilière semble susceptible de modifications très rapides en relation avec les pressions naturelles ou humaines qui s'exercent sur la forêt. C'est ainsi que dans des forêts cerdanes dans lesquelles la pression de l'Homme sur le milieu est presque inexistante, on compte de 14 à 25 m³ de constructions épigées de Fourmis à l'hectare. A l'inverse dans des zones très dégradées par l'Homme que ce soit par l'urbanisation, l'élevage ou l'exploitation forestière, il y a moins de 2 m³ de matériaux à l'hectare.

2. LES FOURMIS SPÉCIALISTES

C'est parmi ces Fourmis que l'on va rencontrer les adeptes des régimes alimentaires les plus curieux.

Les *Proceratium* sont des Fourmis très primitives caractérisées par une morphologie assez extraordinaire (fig. 41) : le deuxième segment de l'abdomen est hypertrophié et forme une sorte d'appendice caudal situé au-dessus du véritable apex qui est incurvé et dirigé vers l'avant. La Fourmi semble ainsi posséder deux extrémités.

Diverses espèces de *Proceratium* ont été examinées au Mississippi, au Honduras ou encore en Mauritanie (Brown 1958, 1974, 1979). Toutes stockaient et dévoraient des œufs d'araignées et peut-être d'autres Arthropodes.

Des observations au laboratoire ont montré que *Proceratium silaceum* utilise sa pince abdominale pour faire rouler les œufs vers les mandibules quand elle désire les transporter.

P. silaceum refuse de se nourrir avec des aliments sucrés, des morceaux d'Insectes mais aussi avec des œufs de Myriapodes, n'acceptant que des œufs d'araignées.

D'autres Fourmis (*Discothyrea*, *Oligomyrmex*, *Plectroctena*) d'Australie, d'Afrique ou d'Amérique sont connues comme prédateurs d'œufs d'Arthropodes mais ne sont sans doute pas aussi strictes dans leur choix que les *Proceratium*.

Une autre espèce très primitive, *Amblyopone pluto* a été étudiée par Lévieux (1972) en Côte d'Ivoire. Elle forme des sociétés d'une trentaine d'individus enfoncées dans le sol des savanes préforestières. Le régime alimentaire est très strict puisque tant les adultes que les larves se nourrissent exclusivement de Chilopodes géophilomorphes (Myriapodes). Les ouvrières, de taille moyenne (6 mm), attaquent leurs proies qui mesurent environ 30 mm et les piquent avec leur aiguillon. Après transport au nid, le Chilo-



Fig. 41 : *Proceratium diplopyx*. La pince abdominale est utilisée pour manipuler les œufs d'araignées dont elle se nourrit (d'après Brown, 1979).

pode, paralysé mais encore vivant, est percé au niveau d'une membrane intersegmentaire puis vidé de son hémolymphe.

Toutes les tentatives pour nourrir les sociétés avec d'autres proies (termites, Insectes divers du sol, graines, miel) ont échoué.

a) Les Fourmis champignonnistes

Parmi les Fourmis à régime spécialisé, les Attines plus connues sous le nom de *Fourmis champignonnistes* constituent une tribu fascinante. Du Texas jusqu'à l'Argentine centrale les *Atta* et les *Acromyrmex* se livrent à un étrange manège : les ouvrières *major* découpent à l'aide de leurs mandibules des fragments de feuilles qu'elles ramènent à leur nid en colonnes serrées. Cette procession de Fourmis portant haut au-dessus de leur tête une pièce d'un vert cru - d'où le terme de Fourmi parasol qu'on leur réserve quelquefois - constitue un spectacle saisissant. L'effet est encore plus curieux lorsqu'on a affaire aux espèces qui s'en prennent aux herbes des prairies : une troupe armée de lances semble manœuvrer sous les ordres d'un chef mystérieux.

Les dégâts causés aux cultures sont à la mesure de l'immensité de ces sociétés de plusieurs millions d'individus. Les champignonnistes constituent le principal problème économique concernant l'agriculture de l'Amérique du Sud. Déjà au siècle dernier, Geoffroy Saint-Hilaire écrivait : « Ou le Brésil tuera les *Atta* ou les *Atta* tueront le Brésil ». Les vergers de citronniers de l'île de Trinidad peuvent être dépouillés de leurs feuilles dans une journée. Au Brésil la perte de pâtures a été jugée équivalente à celle de 800 000 bovins. En Guadeloupe dans l'île de Grande-Terre envahie depuis 1954 par *Acromyrmex octospinosus*, la Fourmi manioc, les services de la Protection des Végétaux dépensent annuellement 800 000 F pour contenir cette espèce qui attaque avec appétit les jardins créoles (fig. 42). Une seule usine de Sao-Paulo a vendu en 1974 pour 4,5 millions de dollars d'un insecticide approprié et au même moment il y avait onze autres formulations disponibles sur ce marché. Au total Cherret (1982) estime à 1 000 millions de dollars les pertes pour l'Amérique tropicale.

La colonne sans fin des ouvrières chargées de leur butin pénètre dans le nid par des trous d'accès. Dans les chambres du nid qui peut s'enfoncer jusqu'à 4 ou 5 mètres de profondeur chez *Atta sexdens*, on trouve la trace d'un phénomène biologique mentionné il y a plus d'un siècle par Belt (1874) : *la symbiose entre un Insecte et un Champignon*.

Dans les cavités souterraines les Fourmis se livrent en effet à une véritable culture végétale, phénomène assez étonnant qu'elles partagent avec de



Fig. 42 : Tract édité par les services de la Protection des Végétaux de Guadeloupe incitant les agriculteurs à éliminer les nids d'*Acromyrmex octospinosus*, la Fourmi manioc (d'après Kermarrec).

rare espèces animales comme les termites... ou l'Homme : on y trouve des masses ovoïdes, blanchâtres, percées de multiples orifices par où circulent les ouvrières (fig. 43). Chez les *Acromyrmex* ces amas peuvent atteindre un volume de trois litres ; c'est le jardin à champignons ou meule, qui résulte du lent travail des ouvrières.

La meule est édifée à l'aide des fragments de feuilles ramenées au nid, découpées, mâchées et incorporées dans le haut du jardin. Sur ce substrat végétal les ouvrières repiquent des filaments mycéliens qui vont s'étendre peu à peu et recouvrir les parois et les cloisons de la meule d'un feutrage continu (Weber 1956).

L'origine de la meule est à rechercher dans la fondation de la société qui, chez les Attines, est du type indépendant : la femelle ailée s'échappe de la colonie où elle est née et prend son essor ; elle sera fécondée au cours du vol nuptial par plusieurs mâles qui rempliront sa spermathèque de 200 à 300 millions de spermatozoïdes. Mais l'originalité de cette espèce est ailleurs. Les

Attines comme les autres Fourmis possèdent une dilatation sphérique dans la partie antérieure du tube digestif ; ce cul-de-sac situé dans la tête prend le nom de poche infrabuccale. Cet organe joue un rôle primordial lors de la fondation des nouvelles sociétés d'Attines. Von Ihering (1898), Huber (1905) puis Autuori (1942) ont montré que chaque femelle ailée qui quittait le nid emportait dans sa poche infrabuccale un minuscule fragment du jardin à champignons. Après la fécondation et le creusement d'une logette dans le sol, elle recrache cette pelote et entreprend ainsi le démarrage d'une nouvelle culture du mycélium. La reine soignera son nouveau jardin jusqu'au moment où les premières ouvrières issues des œufs pondus par la fondatrice pourront prendre le relais de la culture.

Chez les ouvrières la poche infrabuccale pourrait jouer un rôle dans l'alimentation (Febvay et Kermarrec 1981 a) puisque lors de leur séjour dans la poche les aliments sont imprégnés du contenu des glandes labiales.

Malgré son aspect de moisissure le champignon appartient aux Basidiomycètes, les champignons supérieurs à chapeau. Il s'agit d'un Agaric, *Leucoprinus gongylophora*. Dans le nid il n'apparaît ordinairement aucune fructification mais simplement un réseau très complexe et très serré de filaments mycéliens ou hyphes. Les hyphes s'allongent, se ramifient et développent des renflements appelés *gongylidia*. Les *gongylidia* se regroupent en amas, les *staphylae* ou kohlrabi ou choux-raves. Ces boulettes atteignent un diamètre de 400 à 500 μm (Moeller 1893, Weber 1972). Elles constituent l'essentiel de la nourriture des adultes et du couvain. Les ouvrières les détachent, les imbibent de salive et les consomment ou les donnent à manger à leurs larves. Contrairement à ce qui a été longtemps affirmé (Weber 1966), les ouvrières ne consomment pas que du champignon. Quinlan et Cherret (1979) ont d'ailleurs montré que les besoins énergétiques des adultes sont loin d'être couverts par l'apport du champignon : par exemple le nombre de *staphylae* produits par le champignon d'un petit nid n'assure que 4 % des exigences respiratoires des ouvrières. Plusieurs auteurs (Brent 1886 ; Le Masne 1955) ont émis l'hypothèse que les fourrageuses peuvent consommer la sève des feuilles découpées. Barrer et Cherrett (1972) ont noté que les *Atta* peuvent boire des solutions de sucrose. Mais l'expérience décisive a été conduite par Littledyke et Cherret (1976) : après avoir marqué des feuilles à l'aide d'un radio-élément (P32), ils retrouvent le tiers de la radioactivité dans le tube digestif des ouvrières après la récolte et la préparation du jardin. D'ailleurs les fourrageuses qui reviennent au nid sont plus lourdes que celles qui le quittent (Stradling 1978) ce qui indique bien que les ouvrières consomment la sève des feuilles. Cependant les larves sont nourries exclusivement à partir de la meule.

Le sporophore, c'est-à-dire le chapeau, forme évoluée de fructification, n'apparaît qu'exceptionnellement dans la nature et toujours sur des meules abandonnées par les Fourmis.

Ce Coprin est spécifique des Attines et n'a jamais été rencontré à l'état libre dans la nature. Il a absolument besoin des Fourmis pour survivre et se développer. Réciproquement les Fourmis sont dans une dépendance totale du champignon : s'il périlite, elles sont condamnées à périr à brève échéance. Quelles sont les bases biochimiques de cette symbiose ?

Les apports du champignon à la Fourmi (fig. 43)

La plupart des animaux végétariens possèdent une flore bactérienne localisée dans le tube digestif qui a pour rôle essentiel de digérer la cellulose : les micro-organismes, bactéries, protozoaires ou champignons, produisent des hydrolases spécifiques des polyglycanes qui dépolymérisent les celluloses. Or le contenu du tractus digestif des Attines n'est que très faiblement actif dans la dégradation de la carboxyméthyl-cellulose (Martin 1974).

Par contre les champignons de la meule sont parfaitement capables de dégrader la cellulose (Martin et Weber 1969 ; Decharme 1978). Des cultures pures du champignon réalisées sur un milieu enrichi en cellulose brute constituant la seule source de carbone grandissent régulièrement.

Ainsi lorsque les Fourmis broutent les choux-raves de leur jardin en même temps que le cytoplasme mycélien, elles ingèrent des nutriments carbonés provenant de la cellulose des feuilles qui constituent le substrat de la meule. Ces nutriments sont essentiellement constitués d'oses simples comme le tréhalose (27 % du poids sec), d'acides aminés libres (4,5 %), d'acides aminés liés aux protéines (13 %) et de lipides (0,2 %) (Martin *et al.* 1969).

L'équipement enzymatique du tractus digestif des Fourmis est très limité mais adapté à l'utilisation de cette nourriture. Febvay et Kermarrec (1981 b) ont montré que l'on trouve deux oxydases chez la Fourmi manioc : une α glucosidase qui pourrait dégrader les polyosides comme le tréhalose ou le glycogène et une β - N - acétylglucosaminidase qui aurait pour fonction de digérer les parois du mycélium et d'en libérer ainsi le contenu liquide. Lipases et protéinases ont un niveau d'activité très faible comparé à celui d'espèces carnivores. Ceci accredit l'idée que les besoins en acides aminés sont couverts par ceux provenant du champignon.

Les apports de la Fourmi au champignon (fig. 43)

La culture pure du champignon sur milieu artificiel contenant des polypeptides est possible mais très lente. L'adjonction d'acides aminés libres

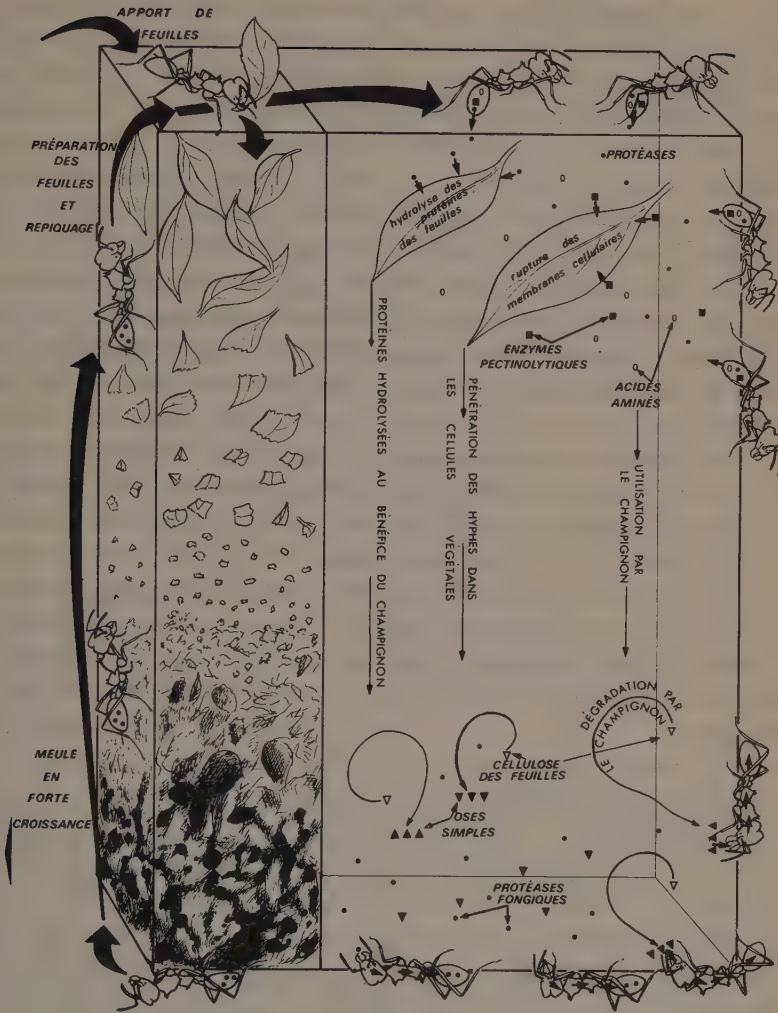


Fig. 43 : La symbiose Fourmis champignonnistes/champignons. En haut de la meule les Fourmis apportent les feuilles et les préparent en y incorporant :

(●) des protéases fongiques recueillies dans la zone en forte croissance ; elles hydrolysent les protéines des feuilles ;

(■) des enzymes pectinolytiques ; elles rompent les membranes végétales ;

(○) des acides aminés.

Pour sa part le Champignon incorpore les protéines des feuilles et les acides aminés. Il dégrade la cellulose des feuilles (▽) en libérant des oses simples (▼) au profit des Fourmis qui se chargent également de protéases fongiques qu'elles iront déverser à la partie supérieure de la meule (d'après les données de Martin et Martin, 1970 ; Martin et Weber, 1969 ; Martin *et al.*, 1973, 1975 ; Boyd et Martin, 1975).

l'accélère. C'est ce qui a amené Martin et Martin (1970) à supposer que le champignon ne possède pas des polypeptidases en quantité suffisante. Comme la source d'azote dans le matériel végétal sur lequel pousse le champignon de la meule est essentiellement constituée par des polypeptides, on peut penser que les Fourmis interviennent à ce niveau.

Or on sait depuis longtemps (Weber 1956) que lorsque les ouvrières repiquent un fragment mycélien sur la meule, elles déposent une *goutte de liquide rectal*. L'ampoule rectale qui constitue la partie dilatée de l'intestin postérieur est bien développée chez les Attines.

L'analyse des composés azotés de ce liquide a été faite par Martin et Martin (1970). Elle révèle la présence d'ammoniac mais aussi celle des 21 acides aminés connus qui sont donc ainsi directement utilisables par le champignon. Mais le plus important est la présence dans ce liquide rectal d'enzymes protéolytiques qui pourront hydrolyser les protéines complexes des feuilles de la meule au bénéfice du champignon. Cette activité enzymatique est propre aux Attines ; elles existe chez les 17 espèces étudiées alors qu'elle s'est révélée nulle ou très faible chez 35 Fourmis non champignonnistes.

Le liquide rectal des Attines possède aussi d'autres activités enzymatiques (Martin *et al.* 1973, 1975). Il est actif dans la dégradation de l'amidon, de la chitine, du xylane et de la pectine. Or xylane et pectine sont des constituants des membranes cellulaires des plantes. Leur lyse par le liquide rectal lors du repiquage facilite sûrement la pénétration des cellules par les hyphes du champignon.

Au total l'apport par la Fourmi par l'intermédiaire de son liquide rectal, d'acides aminés libres, d'enzymes protéolytiques et d'enzymes pectinolytiques favorise grandement l'utilisation du substrat végétal par le champignon.

En fait l'alliance biochimique des Fourmis et du champignon est encore plus compliquée, comme l'ont montré Boyd et Martin (1975) lorsqu'ils recherchèrent l'origine des enzymes protéolytiques du liquide rectal. Les propriétés des trois protéases isolées semblent indiquer qu'elles ne peuvent être élaborées par les Fourmis mais qu'elles sont plutôt d'origine fongique. En effet des broyats du champignon d'*Atta texana* montrent une activité protéolytique. Trois enzymes peuvent en être isolées qui présentent les mêmes caractéristiques que celles du liquide rectal. Il semble donc que les enzymes de l'ampoule rectale des Fourmis proviennent de la consommation du champignon. D'ailleurs des Fourmis élevées sur un milieu artificiel en l'absence du champignon montrent une activité protéolytique fortement réduite.

Dans ces conditions, le rôle de la Fourmi serait celui d'un *véhicule de transport* et non celui d'une source biochimique. En consommant le champi-

gnon dans les secteurs en forte croissance, elle se chargerait d'enzymes protéolytiques qu'elle irait déverser vers les sites de repiquage.

Il faut aussi souligner le rôle de la Fourmi dans le maintien de la culture pure du champignon. Désertée par les ouvrières, la meule est envahie en moins de 48 heures par des moisissures. Or Schildknecht et Koob (1970, 1971) ont trouvé que les glandes métathoraciques des ouvrières produisent une sécrétion contenant de l'acide phénylacétique, de l'acide D, β hydroxy-décanoïque (la myrmicacine) et de l'acide indolacétique. Ces trois substances ont des propriétés bactéricides et inhibent la croissance des spores de champignons étrangers. Sans doute faut-il voir là la cause de la propreté de la meule plutôt que dans une action mécanique de sarclage avec les mandibules comme l'affirmaient les anciens auteurs (Moeller 1893).

En conclusion le terme de culture peut être réellement employé puisqu'il y a :

- préparation du sol ou plutôt constitution de toute pièce du terreau sur lequel pousse le champignon par l'apport des fragments de feuilles ;
- ensemencement des nouvelles meules par la reine lors de la fondation ;
- repiquage régulier par les ouvrières ;
- maintien de la propreté de la culture grâce aux bactéricides sécrétés par les ouvrières ;
- apport « d'engrais » sous forme d'acides aminés et d'enzymes protéolytiques lorsque les ouvrières déposent une goutte de liquide rectal ;
- récolte régulière du champignon.

A côté des Fourmis récolteuses de la partie feuillue des végétaux il existe des espèces spécialisées dans la récolte des graines. Elles appartiennent principalement au genre *Messor* et leurs greniers sont connus depuis la plus haute Antiquité.

Toutefois la plus grande partie des Fourmis spécialisées sont des prédatrices qui capturent des proies animales, principalement les Insectes. On peut distinguer celles qui chassent isolément et celles qui pratiquent la chasse collective au sein de puissantes colonnes.

b) La chasse individuelle

De nombreuses Fourmis sont connues pour leurs activités de chasse, certaines étant spécialisées dans la capture d'un groupe zoologique plus ou moins étroit. La tribu des Dacétines se nourrit essentiellement d'Insectes col-

lemboles. Des espèces comme *Strumigenys pergandei* s'en nourrissent exclusivement (Wesson 1936, Brown et Wilson 1959).

Les Dacétines se reconnaissent à leur tête triangulaire et à leurs mandibules longues et acérées qui constituent une arme redoutable (fig. 44). La technique employée par une Dacétine du Burundi *Serrastruma serrula* a été longuement analysée par Dejean (1980 a, b, 1982). Ces Fourmis de petite taille nichent dans la litière des bois.

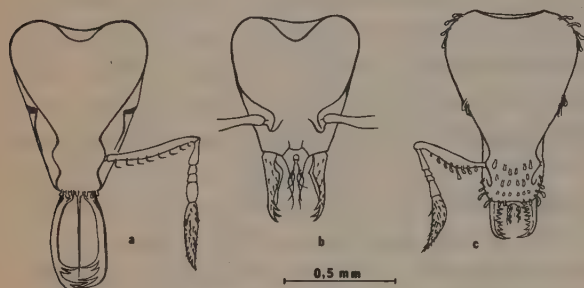


Fig. 44 : Les Dacétines sont pourvues de mandibules plus ou moins longues utilisées pour capturer de menus Insectes comme les Collembolés. a : *Strumigenys rufobrunnea* ; b : *Serrastruma serrula* ; c : *Smithistruma truncatidens* (d'après Dejean, 1982).

Capacité de détection des proies par les ouvrières

Les ouvrières pourvoyeuses se déplacent lentement sur l'aire de chasse en effectuant des trajets sinueux entrecoupés d'arrêts fréquents. Elles agitent alors leurs antennes puis reprennent leur quête. Lorsqu'un collembole est repéré, la Fourmi s'immobilise, lève les funicules antennaires et les oriente vers la proie.

La vision ne joue aucun rôle dans la détection : lorsqu'une cloison de verre sépare les Fourmis des collembolés, on peut voir les deux Insectes longer paisiblement chacun de leur côté la barrière transparente sans manifester la moindre réaction.

C'est l'odorat qui permet à l'ouvrière de trouver sa proie mais cela uniquement à de courtes distances : lorsque le collembole se présente de face par rapport à la tête de la Fourmi, il est détecté à une distance maximale de 3 mm. Si le collembole se présente latéralement la limite de détection n'est plus que de 1 mm. Enfin s'il se présente par l'arrière il n'est plus repéré.

Les phases de la capture (fig. 45)

La capture de la proie passe par la succession de différentes phases.

Détection

C'est la phase définie plus haut ; elle ne dure jamais plus de deux secondes.

Localisation

Elle est marquée par une position typique des antennes qui sont pointées vers la proie, les massues déterminant entre elles un angle aigu (*fig. 45 a*) ; cette phase dure au plus une quinzaine de secondes.

Marche d'approche

L'ouvrière, antennes pointées, se dirige vers la proie. Parvenue à proximité elle ouvre les mandibules qui forment entre elles un angle d'environ 60° (*fig. 45 b*). L'ouvrière aborde le collembore de préférence par le flanc mais les autres positions sont possibles.

Palpation

Les mandibules ouvertes, l'ouvrière palpe pendant plusieurs secondes la proie du bout de ses antennes. Cette palpation détermine l'arrêt du collembore.

Attaque et piqure

Le corps de l'ouvrière se projette vers l'avant et les mandibules viennent encadrer un appendice du collembore, le plus souvent une patte mésothoracique. Lorsque les poils sensoriels qui garnissent le labre viennent au contact de l'appendice de la proie, les mandibules se referment brusquement. Comme la proie se débat vivement elle est soulevée ce qui la prive de point d'appui. En même temps l'abdomen de la Fourmi se replie vers l'avant. L'ouvrière repose alors le plus souvent sur ses pattes méso et métathoraciques, les pattes antérieures servent à maintenir solidement le collembore (*fig. 45 c*). Les antennes palpent le corps de la proie par petits mouvements saccadés et participent aussi au maintien de la proie.

A la fin de l'attaque l'ouvrière finit par piquer le collembore mais seulement s'il s'agite. Le plus souvent la piqure est localisée face ventrale, la proie s'immobilisant presque immédiatement.

Au total entre le début de la détection et la fin de la piqure il s'écoule 5 à 10 secondes mais la fourchette des temps s'étale de 2 à 21 secondes.

Transport

Le plus souvent la Fourmi conserve le point de prise choisi pour l'attaque. Le collembole se trouve alors placé naturellement au-dessus du corps de l'ouvrière (fig. 45 d). Le retour au nid s'effectue presque en ligne droite. Il dure plusieurs minutes.

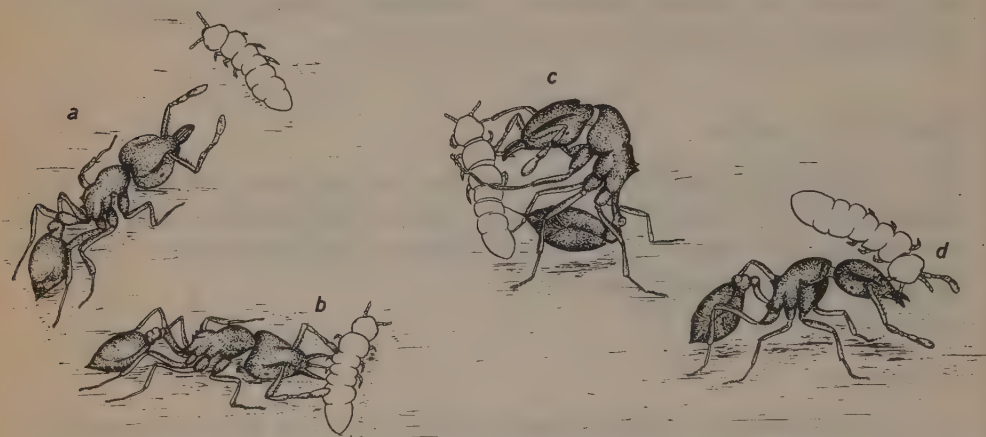


Fig. 45 : Comportement de capture de la Dacétine *Serrastruma serrula*. u : localisation ; b : marche d'approche ; c : piqûre ; d : transport et retour au nid (d'après Dejean, 1980).

Les variations

La configuration des mandibules entraîne des processus de capture différents au sein de la tribu des Dacétines. Certaines espèces comme *Strumigenys louisianae* ont des mandibules très longues. Elles empalent littéralement leurs proies sur les dents apicales des mandibules ce qui les dispense habituellement de piquer (Wilson 1953a). La proie est ensuite soulevée.

D'autres espèces ont au contraire des mandibules très courtes, c'est le cas de *Trichoscapa membranifera* ; chez cette espèce la piqûre est obligatoire, la proie n'étant nullement tuée par les mandibules. Elle est ensuite tirée au sol.

Serrastruma serrula dont les mandibules sont de taille intermédiaire, a un comportement qui tient des deux espèces ci-dessus ; l'attaque se porte sur un appendice et la piqûre est quasi constante comme chez les Dacétines à mandibules courtes. Par contre la proie est soulevée comme chez les Dacétines à mandibules longues.

Si l'on s'en tient à cette dernière espèce, on remarquera avec Dejean (1980) que le comportement de capture n'est pas figé ; il est largement déterminé par la nature de la proie ou par le vécu immédiat de la Fourmi.

Lorsque la proie est inerte ou peu mobile, après une anesthésie au CO_2 par exemple, la séquence de capture est amputée de ses dernières phases : la proie n'est généralement ni soulevée ni piquée. Par contre la palpation est très accentuée.

Les activités précédentes de l'ouvrière chasserresse sont également prises en compte. Si l'ouvrière vient de manquer une proie qui a fui elle escamote cette fois les premières phases : détection et localisation ; la palpation est absente et la séquence commence directement par l'attaque, rendue d'ailleurs immédiatement possible par le fait que les mandibules sont restées ouvertes. La Fourmi est restée en état d'excitation ce qui a abaissé son seuil de reconnaissance au point qu'elle se jette sur la proie sans chercher à l'identifier. Les ouvrières peuvent donc modifier leur comportement en fonction des situations auxquelles elles sont confrontées.

Le comportement individuel et erratique des Dacétines n'est pas unique. On le retrouve chez d'autres Fourmis africaines comme les *Odontomachus*. Leur grande taille qui avoisine le centimètre en rend l'observation aisée. Elles possèdent des mandibules très développées qui s'ouvrent à 180° (fig. 46) pourvues de poils tactiles. La fermeture brusque de ces mandibules sur un substrat dur fait rebondir les ouvrières jusqu'à 20 centimètres avec un bruit sec. Ce sont des prédateurs spécialisés dans la capture des termites bien que la moitié des proies soit constituée par d'autres petits Arthropodes.

La chasse est menée isolément et on peut distinguer les mêmes phases que pour les Dacétines : détection, localisation, approche, palpation, attaque, soulèvement, piqûre, transport (fig. 46). Ici encore le comportement est adapté à la situation : palpation renforcée pour les proies immobiles mais attaque supprimée. Lorsque la proie a été tuée ou étourdie par la fermeture des mandibules il n'y a pas piqûre mais transport immédiat (Dejean 1982).

L'étude entreprise par Agbogba (1981) sur la prédation exercée tant par des Fourmis primitives (*Hypoponera* sp., *Mesoponera caffraria*) que par des espèces évoluées (*Aphaenogaster*) aboutit à des conclusions semblables : les espèces prédatrices adoptent des stratégies de chasse différentes en fonction de la situation. Lorsque par exemple *Mesoponera caffraria* attaque une proie de petite taille elle la pique ventralement et le plus souvent à l'arrière. Le nombre de piqûres est déterminé par la vitalité de la proie ; plus elle se débat plus elle reçoit de coups d'aiguillon. Comme chez les Dacétines c'est bien le mouvement de la proie qui déclenche le phénomène de la piqûre. Lorsque la même Fourmi est en présence d'une proie volumineuse (larve de ver de

farine) elle cherche à l'atteindre à l'avant et saisit les appendices thoraciques. Plus que le nombre de piqûres c'est la durée de l'acte qui augmente : de 1 seconde on passe à plusieurs dizaines de secondes voire 355 secondes. De plus, alors que dans le cas d'une petite proie l'ouvrière ramène elle-même sa capture au nid, dans le cas d'une grosse proie il y a intervention d'un phénomène de recrutement ; après un premier combat la chasserresse revient au nid, recrute un congénère et le ramène jusqu'à la proie déjà affaiblie par la première attaque. Il peut y avoir ainsi plusieurs recrutements successifs chacun se traduisant par une nouvelle piqûre. Le recrutement intervient également lorsque les proies sont de petite taille mais très nombreuses. La souplesse de l'organisation sociale est encore marquée par le fait que la suite des actes qui s'enchaînent au cours de la prédation peut être interrompue. La séquence sera alors reprise par d'autres ouvrières grâce à ce qu'Agbogba appelle des phénomènes de relais.

Au total la chasse n'est pas menée de manière automatique et aveugle mais tient largement compte de la situation : nature de la proie, sa taille, sa vitalité, nombre de proies offertes, etc.



Fig. 46 : Comportement de capture d'*Odontomachus* sp. L'ouvrière en chasse (a et b) se déplace, les mandibules largement ouvertes. La proie - un termite - est soulevée puis piquée (c) (d'après Dejean, 1982).

c) La chasse collective

Les Fourmis prédatrices les plus remarquables et aussi les plus redoutées sont assurément des Fourmis appartenant à la sous-famille des Ponerinae et à celle des Dorylinae. Les premières, connues sous le nom de Fourmis légionnaires comme *Termitopone laevigata* (Wilson 1958 a), manifestent un comportement prédateur moins complexe que celui des Dorylines prédatrices. Légionnaires et Dorylines prédatrices pratiquent le nomadisme changeant régulièrement de nids et lancent des raids de chasse destinés à capturer un important butin. Au cours des raids de prédation les Légionnaires rompent le contact avec leur nid en se concentrant sur l'aire de chasse. Au contraire les Dorylines ne perdent jamais le contact avec leur bivouac grâce à un va-et-vient continu d'ouvrières (Schneirla 1971).

Les Dorylines vivent essentiellement dans les forêts tropicales humides : dans l'Ancien Monde elles sont représentées par les espèces de la tribu des Dorylini, le genre le plus fréquent *Anomma* est bien connu des Africains sous le nom de « magnans ». En Amérique tropicale on rencontre les représentants de la tribu des Ecitonini : *Eciton* et *Neivamyrmex* sont les genres les plus répandus (fig. 47).

Nous l'avons déjà dit, ces Fourmis présentent deux caractéristiques :

- Elles se nourrissent presque exclusivement de proies animales capturées au cours de raids formés par d'impressionnantes colonnes de chasse.
- Elles ne possèdent pas de nids fixes, émigrant régulièrement d'un bivouac à l'autre. Ces phases de nomadisme entrecoupées de périodes statiques sont en relation avec le cycle du couvain.

Les raids de chasse

Les mœurs des *Eciton* d'Amérique sont bien connues grâce aux travaux de Schneirla échelonnés de 1933 à 1971, de Rettenmeyer (1963) et de Teles da Silva (1977 a, b, 1982).

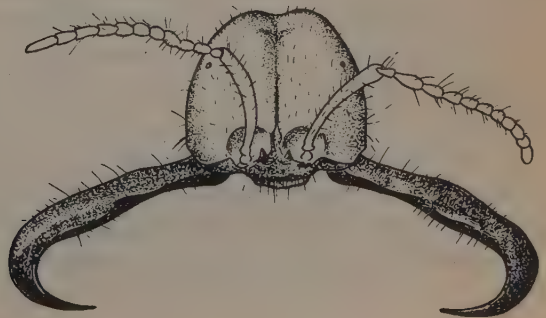


Fig. 47 : La tête vue de face d'un soldat des Fourmis migratrices *Eciton* sp. Les mandibules sont redoutables (d'après Topoff, 1972).

Eciton hamatum capture de préférence les larves et les nymphes de guêpes Polibiinae et Polistinae ainsi que le couvain des Fourmis autres que les Dorylines, bien que les colonnes les plus grosses ne dédaignent point d'autres Insectes. Les guêpes adultes sont incapables de combattre contre les Fourmis et si elles s'y risquaient, ce comportement attirerait encore plus d'ouvrières (Chadab-Crepet et Rettenmeyer 1982). Aussi leur seul salut est-il la fuite et l'abandon du couvain qui sera reconstitué un peu plus tard, aidé en cela par la polygynie de ces espèces.

Le raid est mené par des colonnes étroites, puisqu'il n'y a jamais plus de six Fourmis de front. Les individus qui constituent l'avant de la colonne sont constamment renouvelés. Il y a peu de raids entre 11 heures et 14 heures, les Fourmis respectant une sorte de « sieste ».

Teles da Silva (1982) fait remarquer que les raids de chasse entrepris pendant la phase nomade sont toujours plus longs que ceux réalisés pendant la phase statique. La longueur moyenne des pistes de chasse atteint 195 mètres dans le premier cas contre 130 mètres dans le second. Les distances parcourues sont aussi fonction de la saison.

Les raids d'*Eciton burchelli* sont différents : à sa partie distale la colonne éclate en un éventail qui ratisse littéralement la forêt sur des dizaines de mètres carrés. Tout ce qui bouge est alors attaqué, même les brins d'herbes agités par le vent et qui sont d'ailleurs abandonnés après une ou deux morsures. Les Arthropodes sont les victimes privilégiées : sauterelles, blattes, grillons constituent le gros du butin accompagnés de scarabés, de carabes et de Fourmis ; les araignées - surtout des Lycoses - les scorpions ne sont pas épargnés. Echappent à la convoitise des colonnes de chasse des Insectes émetteurs de substances nauséabondes comme certains phasmes et de nombreuses punaises. Les Vertébrés eux-mêmes ne sont pas à l'abri et sont attaqués s'ils ne quittent pas l'aire de chasse. Rettenmeyer (1963) cite le cas d'un tapir repoussé par les *Eciton*. Une autre fois il a vu un serpent long de 38 cm entièrement dévoré en 24 heures par les Fourmis qui ne laissent alors que le squelette. Les oisillons au nid sont fréquemment tués.

E. burchelli est souvent suivi dans ses déplacements par une dizaine d'espèces d'oiseaux qui trouvent curieusement là de quoi satisfaire leur appétit. En effet devant l'armée grouillante des ouvrières tout ce qui vole ne doit son salut qu'à la fuite. Salut bien provisoire puisque les oiseaux gobent au vol ce qui a pu échapper à la rapacité des Fourmis (Johnson 1954 ; Schneirla 1956). Les cris de ces oiseaux qui voltigent au-dessus de la colonne de raid sont d'ailleurs un précieux indicateur pour localiser les *Eciton*.

Enfin les Fourmis peuvent être accompagnées par des milliers de mou-

ches parasites qui déposent leurs œufs sur les ouvrières en marche. Là encore le bourdonnement audible à plus de 10 mètres est précieux pour repérer les colonnes.

Les *Anomma* d'Afrique sont encore plus redoutables en raison de la forme de leurs mandibules : longues, incurvées, pointues et tranchantes elles fonctionnent à la manière de petits ciseaux. Comme leurs homologues d'Amérique les « magnans » font une ample moisson d'Arthropodes divers : un seul raid peut rapporter plus de quatre litres d'Insectes. Grâce à leurs mandibules elles dépècent fort bien les Vertébrés qui n'ont pu fuir. Raingnier (1959) indique qu'en une seule nuit une colonne d'*Anomma wilverthi* a dévoré une dizaine de poules, cinq ou six lapins et un mouton. La brousse africaine est pleine de rumeurs où la vérité le dispute à la légende d'exécutions humaines par magnans interposées. Plus prosaïquement Chauvin (1969) rapporte qu'elles sont utilisées comme un service de désinfection : une colonne traverse une case et c'est l'assurance d'être débarrassé de toute la vermine qui l'encombre : tout ce qui grouille, stridule, rampe ou gratte est impitoyablement pourchassé et éliminé.

A côté de ces espèces à effectifs impressionnants, il en existe bien sûr d'autres plus modestes. Leur population relativement réduite - quelques milliers d'adultes - rend plus facile l'observation. C'est ainsi que Mirenda *et al.* (1980) ont pu étudier dans le détail l'alimentation de *Neivamyrmex nigrescens*. Cette Fourmi migratrice capture 17 espèces d'Insectes : 16 espèces de Fourmis et une espèce de termite. Il y a donc là une spécialisation intéressante. De plus parmi les Fourmis capturées, 7 espèces appartiennent au genre *Pheidole* et représentent à elles seules 62 % de l'ensemble des captures. Même au sein des *Pheidole*, *N. nigrescens* fait un tri : *Pheidole xerophila* qui présente une densité dix fois supérieure à celle de *P. desertorum* est pourtant 10 fois moins capturée que cette dernière espèce.

Dans le même biotope se trouve *Neivamyrmex harrisi* ; ses raids côtoient ceux de *N. nigrescens* mais son choix très strict l'amène à capturer seulement la Fourmi *Solenopsis xyloni* ; cette proie pour sa part est totalement négligée par *N. nigrescens*. Ainsi les deux Fourmis migratrices peuvent exploiter le même milieu sans se concurrencer.

Les émigrations

Nous avons déjà signalé que le cycle des Dorylines comprend des périodes de nomadisme entrecoupées de périodes de repos. Durant les premières on note après l'heure de la « sieste » une augmentation considérable du tra-

fic. Cet exode va en s'amplifiant et se transforme petit à petit en un déménagement total de la société. Ainsi tous les jours en fin d'après-midi une immense colonne se met en route, charriant les larves et les proies vers un nouveau bivouac.

Le début de l'émigration est souvent marqué par le passage des Fourmis qui transportent le butin. Puis viennent les ouvrières porteuses du couvain ; elles sont fréquemment précédées par une augmentation du flot des ouvrières. En même temps passe le cortège des myrmécophiles, extrêmement nombreux et variés chez les Dorylines. Après le passage du couvain c'est au tour de la reine de cheminer. Le trafic va alors diminuer puis cesser brusquement puisque la colonne qui comprend encore deux ou trois individus de front ne comptera plus que cinq ou dix Fourmis au mètre. Après la dernière Fourmi on observe un cortège important de myrmécophiles qui suivent la piste.

Il est difficile de dire si la transformation quotidienne d'un raid de chasse en une colonne d'émigration est liée aux facteurs de l'environnement tels que la lumière ou l'humidité ou à l'existence d'une « horloge interne » (Schneirla 1938, 1944). Le départ de la reine semble pour sa part lié à la baisse de l'intensité lumineuse puisqu'elle quitte l'ancien bivouac entre 18 h 30 et 20 h 30. A ce moment 75 à 90 % des ouvrières sont déjà parties. Les dernières ouvrières abandonnent le campement entre 20 heures et 23 heures donc en pleine nuit. Le fleuve de Fourmis va s'écouler ainsi, tous les jours, pendant plusieurs heures.

Lorsque le couvain transporté comporte des larves de sexués, les ouvrières ont un comportement curieux : elles forment une « chaussée vivante » (Schneirla 1948) ; des ouvrières s'accrochent aux feuilles ou à d'autres objets le long du sentier de l'émigration et restent immobiles tandis que les autres ouvrières leur passent sur le corps. Cette disposition permet de gommer quelque peu les inégalités du terrain et favorise le transport des lourdes larves sexuées. Le même comportement est adopté au passage de la reine qui circule alors sur un tapis d'ouvrières.

La distance parcourue au cours d'une émigration varie d'une vingtaine de mètres à plus de 300 mètres (Schneirla 1949), la moyenne s'établissant entre 120 et 200 mètres.

Des gardes sont fréquemment postés le long des colonnes des Fourmis migratrices. Il s'agit le plus souvent de grandes ouvrières *major* qui, tournant le dos au flot de leurs congénères, surveillent attentivement les environs et dissuadent quiconque d'interrompre le défilé. En cas d'approche intempestive ils se dressent sur leurs pattes postérieures, ouvrent largement leurs mandibules et font vibrer leurs antennes. Après un tour de garde qui varie de quelques secondes à plus d'une heure, ils se fondent dans la colonne tandis

que d'autres soldats prennent leur place. Ils sont particulièrement nombreux au passage de la reine.

Chez les *Anomma* les soldats ne tournent plus le dos à la colonne mais au contraire forment une sorte de voûte avec leurs mandibules sous laquelle s'écoule le fleuve noir des ouvrières (Chauvin 1969).

Les bivouacs

Les bivouacs sont des nids temporaires qui caractérisent les Fourmis migratrices. Ils ne sont pas autre chose qu'une énorme boule de 50 ou 60 cm de diamètre formée par l'enchevêtrement inextricable des corps des Fourmis pendues par leurs pattes à quelque support. Ce comportement est favorisé par l'existence chez ces espèces de pattes longues et grêles. Les griffes des pattes recourbées en hameçon contribuent à l'élaboration du bivouac mais Rettenmeyer (1963) fait justement remarquer que les autres Fourmis en possèdent de semblables.

Les bivouacs sont souvent installés sous une bûche, dans le creux d'un arbre, dans une dépression de terrain ou encore dans le terrier d'un Mammi-fère. Le choix de l'emplacement semble difficile à expliquer (Schneirla *et al.* 1954) bien que l'on puisse dégager quelques caractères communs : il doit y avoir un support qui procure de l'ombre, protège de la pluie et du vent. Le site choisi est toujours humide.

La disposition des Fourmis et du couvain à l'intérieur du bivouac n'est pas facile à analyser on s'en doute. Rettenmeyer (1963) indique qu'en principe, lorsque le bivouac est aérien, il a une forme plus régulière, le couvain se trouvant rassemblé au centre. Lorsqu'il est souterrain la forme dépend beaucoup de celle de la cavité et le couvain occupe des emplacements variés. La reine pour sa part est toujours au milieu d'un amas très serré d'ouvrières. Les jeunes ouvrières forment des amas indépendants. A l'intérieur de la grappe de Fourmis la température peut atteindre 12 à 13° de plus que dans le milieu ambiant (Raignier 1972).

Les dépôts d'ordures

Les cadavres des ouvrières et les fragments des proies non consommées sont rejetés à l'extérieur du bivouac en un tas plus ou moins important. Lorsque les proies capturées appartiennent à des Insectes mous et de petite taille, comme chez *Eciton hamatum*, la poubelle reste discrète. Il n'en va pas de même pour *E. burchelli* qui, nous l'avons vu, consomme des quantités d'Arthropodes plus ou moins durs. Les parties les plus sclérifiées sont alors

rejetées en un tas volumineux relié au bivouac par de courtes colonnes d'ouvrières nettoyeuses. Le tas d'ordures est activement exploité par des Insectes nécrophages.

Importance des populations et du couvain

Le nombre de Fourmis d'une société de Dorylines est très malaisé à établir pour des raisons évidentes : la capture d'une masse grouillante aussi solidement armée a de quoi faire reculer plus d'un myrmécologue. Toutefois des estimations peuvent être faites à partir d'échantillons prélevés sur le terrain et comptés au laboratoire. On peut aussi tenter d'évaluer le nombre de Fourmis d'une colonne passant devant un repère fixe pendant un certain temps. Dans ces conditions, la population d'*Eciton hamatum* semble varier de 100 000 à 500 000 adultes (Rettenmeyer 1963). Il pourrait y avoir de 50 000 à 200 000 œufs et de 10 000 à 60 000 larves proches de la nymphose.

E. burchelli est encore plus peuplée : les plus petites sociétés ont 150 000 à 300 000 individus, les plus grandes jusqu'à 1 500 000. La reine de cette espèce est une énorme machine à pondre qui possède 2 500 à 2 600 ovarioles (Hagan 1954). Chacun de ces ovarioles produisant 22 à 25 œufs on arrive au chiffre de 55 000 à 66 000 œufs par cycle de 20 jours. Le couvain comprendrait alors 250 000 à 300 000 larves de grande taille.

Rettenmeyer (1963) a observé la ponte de *Neivamyrmex opacithorax* au laboratoire. A raison de 3,8 œufs à la minute la reine a pondu 9 500 œufs en 42 heures. Encore Rettenmeyer fait-il remarquer que la captivité a sûrement ralenti la ponte qu'il estime à 36 000 œufs en 5 jours soit 300 à l'heure.

Les *Anomma* d'Afrique formeraient des sociétés encore plus volumineuses : Raignier (1972) avance le chiffre de 20 millions d'adultes chez *A. wilverthi*, le couvain remplissant trois seaux. Il faut dire que la reine mesure jusqu'à 6,3 cm de long. Les œufs glissent le long de son pygidium sous la forme d'un ruban blanc de 2 à 3 mm de large dont se détachent des paquets d'œufs immédiatement emportés par les ouvrières.

Alternance des cycles nomades et sédentaires

C'est Schneirla (1933) qui le premier a compris le mécanisme de l'activité cyclique des Fourmis migratrices ; il est réglé par l'alternance de phases de ponte et de phases de croissance des larves. Lorsque la reine pond, la société maintient son bivouac fixe : c'est la phase sédentaire. Pendant cette même première période sédentaire les cocons résultant de l'évolution des œufs de la phase sédentaire antérieure achèvent leur croissance. Leur éclosion marque le début de la phase nomade si bien que l'émergence des nouvel-

les ouvrières se produit presque exclusivement le dernier jour de la phase sédentaire et le premier jour de la phase nomade. Pendant la période nomade marquée par un déménagement quotidien, il n'y a quasiment jamais de cocons visibles dans les colonnes ou dans les bivouacs. Par contre cette période est caractérisée par la croissance des larves. L'ovaire de la reine est alors au repos, sa physogastrie diminue, ce qui explique qu'elle puisse effectuer les parcours quotidiens. La croissance des larves achevée, la nymphose intervient qui coïncide avec le début d'une nouvelle phase sédentaire ; un nouveau cycle de ponte intervient. C'est alors que l'abdomen de la reine atteint sa taille maximale (fig. 48).

Les durées des deux phases sont très précises. Chez *Eciton hamatum* la phase nomade dure en moyenne 17 jours, la fourchette allant de 16 à 18 jours selon que l'on est en saison sèche ou humide. La phase sédentaire est de 20 jours avec une fluctuation liée aussi à la saison. La nature du couvain joue un grand rôle ; dans le cas de couvain sexué la phase nomade est plus courte (8 à 13 jours) alors que la phase sédentaire ne varie pas. La nature du biotope est également très importante. Dans les forêts de chênes d'altitude, *Neivamyrmex nigrescens* présente une alternance de phases nomades de 18 jours et de phases sédentaires de 19 jours (Schneirla 1958). La même espèce, dans un habitat semi-désertique, possède un cycle plus rapide : la phase nomade est alors de 13 jours et la phase sédentaire de 16 jours. Or la température de la zone semi-désertique est supérieure de 4 à 5° à celle de la zone d'altitude d'où une accélération de la vitesse de croissance du couvain (Topoff 1982).

L'émigration initiale d'une nouvelle phase nomade est généralement attribuée à la stimulation des vieilles ouvrières par celles qui viennent de naître. Dans ses premiers travaux (1957 a, b) Schneirla estime que l'impulsion initiale qui amène les ouvrières à entreprendre une nouvelle phase nomade est due à l'éclosion des jeunes ouvrières. Ces jeunes ouvrières excitent et stimulent les ouvrières plus âgées et la phase migratoire commence. Schneirla qualifie ces jeunes ouvrières de voraces et hyperactives. Pourtant Rettenmeyer (1963) observe qu'elles ne participent pas aux colonnes de chasse pendant les premiers jours de la phase nomade. Il soupçonne alors le rôle joué par l'approvisionnement de la société mettant en relation le fait que plus les larves grandissent plus les raids deviennent puissants et nombreux. Il est tentant de penser que les déménagements successifs sont liés à la voracité croissante du couvain donc à la quantité de plus en plus importante du butin à lui offrir. La preuve en a été apportée par Topoff et Mirenda (1980 a, b). Ils élèvent au laboratoire des sociétés de *Neivamyrmex nigrescens*. Evidemment pour loger des Fourmis migratrices on ne peut se contenter des classiques boîtes à sucre ou à trombones des laboratoires européens. Ici les nids sont

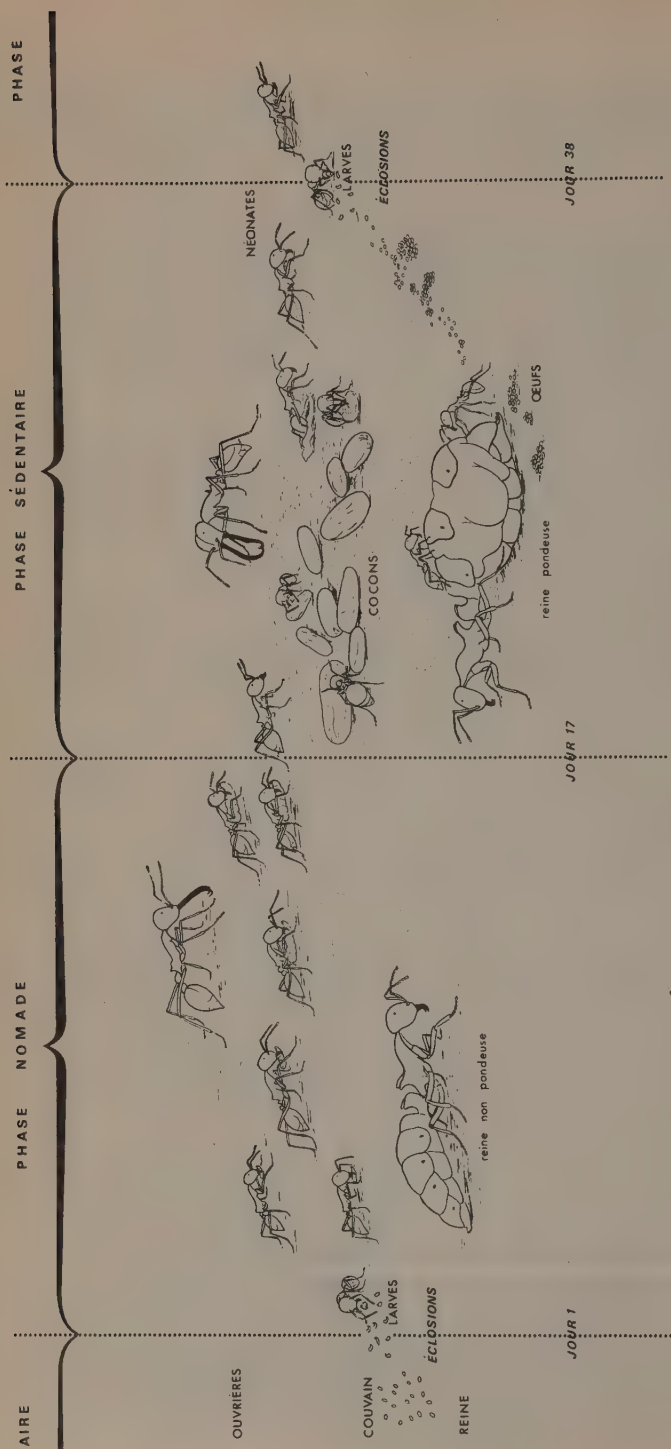


Fig. 48 : L'alternance des phases nomades et sédentaires chez les *Fournis migratrices* Eciton. Le début de la phase nomade est marqué par l'éclosion des œufs. La reine est alors en repos ovarien. Pendant les 17 jours que dure cette phase les larves achèvent leur croissance. La nymphose marque le début de la phase sédentaire au cours de laquelle la reine devient pondueuse. L'éclosion des œufs au jour 38 marque le début d'une nouvelle phase nomade (d'après Topoff, 1972).

des caisses en bois de 1 m³ reliées par 75 mètres de tuyaux. Ces sociétés qui sont artificiellement suralimentées ou sous-alimentées peuvent se déplacer librement. Dans ces conditions, les auteurs remarquent que les colonies sous-alimentées émigrent beaucoup plus souvent au cours d'une phase nomade que leurs homologues suralimentées : pendant les 16 jours d'une phase nomade, les premières ont émigré en moyenne 8 fois alors que les deuxièmes n'ont émigré que 3,5 fois. La fréquence des raids peut être aussi réduite si l'on suralimente la société pendant la phase sédentaire qui précède la phase nomade (Topoff *et al.* 1981 ; Mirenda *et al.* 1982). On peut en conclure que les migrations successives de la phase nomade sont destinées à procurer les proies nécessaires à l'évolution du couvain. Il semble alors que le nomadisme soit directement lié à la nécessité d'offrir chaque jour au couvain des proies fraîches en quantité suffisante. D'ailleurs dans un autre travail (Mirenda et Topoff 1980) il est démontré que dans la nature les distances parcourues pendant les migrations sont proportionnelles au nombre de larves dans la société.

D'autres Fourmis, bien que moins impressionnantes que les Fourmis voyageuses et les Fourmis migratrices, mènent des chasses collectives. C'est le cas en Afrique de *Megaponera foetens* qui se nourrit de termites. Les proies sont d'abord repérées par des « éclaireuses ». Cette quête est rendue difficile par le fait que les termites pour éviter sécheresse et lumière, circulent dans des tunnels construits en collant des particules de terre avec de la salive. Les éclaireuses patrouillent isolément. Lorsqu'elles ont repéré un tunnel fréquenté par les termites, elles retournent rapidement vers leur nid en traçant une piste chimique au moyen de laquelle elles recruteront des congénères. Une colonne de raid s'organise alors qui brise le tunnel et fouille les galeries à la recherche des termites. Les termites capturés sont ramenés au nid par la colonne qui s'est reformée et qui circule le long de la piste chimique (Fletcher 1973).

Le raid comprend de 250 à 600 ouvrières (Lévieux 1966). Lorsque la colonne est entièrement sortie du nid elle s'étire sur plusieurs mètres, les ouvrières se déplaçant à quatre ou cinq de front. Parvenue aux environs du terrain riche en termites, la colonne éclate et s'étale sur une zone plus ou moins circulaire. Généralement il y a deux chasses par cycle de 24 heures, chaque raid ne durant que de cinq à quinze minutes. Le rayon d'action est d'ailleurs limité à une quinzaine ou une vingtaine de mètres de la fourmilière.

Si *Megaponera foetens* est strictement termitophage, elle n'est pourtant pas inféodée à un seul termite (Lévieux 1966). Les proies sont capturées par les mandibules, l'aiguillon n'intervenant que pour les plus remuantes. Ce sont surtout les ouvrières *major* qui se chargent du transport en faisant de

véritables paquets de quatre ou cinq termites de taille moyenne collés entre eux par une sécrétion ; les gros soldats de termites en raison de leur poids, sont transportés individuellement. Environ 20 % des Fourmis sont ainsi chargées au retour vers le nid.

Des observations attentives sur le terrain (Longhurst et Howse 1978) montrent que c'est au contact d'un tunnel fraîchement construit par les termites que les éclaireuses montrent une grande excitation avant de déposer leur piste. Elles s'agitent fébrilement faisant crisser leur abdomen, émettant un son audible à plusieurs mètres. Seuls les tunnels construits depuis moins de 24 heures sont attractifs. Il importe d'ailleurs peu que des termites circulent ou non dans les tunnels ce qui exclut un signal mécanique. Des extraits de divers matériaux révèlent que les Fourmis réagissent à un stimulus chimique qui se trouve aussi bien dans la terre fraîche des tunnels que dans la région antérieure des ouvriers *minor* des termites. On peut penser que le principe actif est contenu dans la salive qui cimente entre elles les particules de terre des tunnels. Cette allomone est assez volatile puisque après 24 heures les tunnels ne sont plus détectés. En présence d'un site intéressant les ouvrières émettent des phéromones mandibulaires riches en diméthyl disulfide et en trisulfide qui ont pour but d'attirer les congénères et d'améliorer ainsi les captures (Longhurst *et al.* 1979).

II. EXPLOITATION DE LA BIOCÉNOSE

L'accès à la nourriture entraîne fréquemment pour les espèces fréquentant le même biotope des interactions de type agonistique. Il ne faut toutefois pas exagérer cet aspect « guerre des Fourmis », de nombreux mécanismes existant pour éviter les confrontations. Certains de ces mécanismes sont particulièrement originaux, tel le « jet de pierres » découvert par Möglich et Alpert (1979). Dans des zones désertiques de l'Arizona les *Conomyrma bicolor* partagent les mêmes biotopes que les Fourmis pots de miel du genre *Myrmecocystus* et toutes ces espèces sont actives la nuit ce qui risque d'entraîner des conflits. Les *Myrmecocystus* ont des nids souterrains qui s'ouvrent par un orifice unique placé au centre d'un cratère creusé dans le sol. Avant d'entamer une opération de récolte, quelques ouvrières *Myrmecocystus* prennent place autour du trou d'entrée pour en protéger l'accès. Ce mouvement déclenche une activité particulière chez les *Conomyrma* voisines. Des ouvrières s'emparent de petites pierres avec leurs mandibules, s'appro-

chent du cratère de leur ennemi et laissent tomber leur charge dans le trou. (fig. 49). Chaque *Conomyrma* peut laisser ainsi tomber une à deux pierres par minute et le bombardement total atteint 200 pierres pour un intervalle de cinq minutes. Dans ces conditions, il n'est plus question pour les *Myrmecocystus* de sortir de leur nid, les fourrageuses des *Conomyrma* disposent alors de la plus grande liberté pour récolter leur provende.

Les confrontations sont plus souvent évitées par une exploitation rationnelle du milieu. Nous prendrons comme exemple le peuplement en Fourmis d'une savane de Côte d'Ivoire (Lévieux 1965-1977 ; Lévieux et Louis 1975).



Fig. 49 : La concurrence chez les Fourmis exploitant un même biotope. *Conomyrma bicolor* bloque une espèce concurrente *Myrmecocystus* dans son nid, en bombardant le trou d'accès à l'aide de petits graviers. Pendant ce temps les pourvoyeuses de *C. bicolor* peuvent exploiter le milieu en toute tranquillité (d'après Möglich et Alpert, 1979).

1. L'UTILISATION DE L'ESPACE

Un premier groupe d'habitants colonise le sol (fig. 50). Les vrais *endogés* vivent entre -50 cm et peuvent s'enfoncer jusqu'à -1,50 m. D'autres espèces - les *terricoles* - nichent plus en surface et colonisent éventuellement des souches d'arbres plus ou moins enfoncées dans le sol et les troncs d'arbres abattus. On les trouve même à plus de 15 m de haut dans les sols suspendus des bourgeons de palmier. L'ensemble de ces Fourmis souterraines regroupe plus de 30 espèces.

Les endogés limitent leur quête de nourriture au sol et éventuellement à sa surface. Les terricoles prospectent dans le sol, à sa surface et certaines espèces étendent leur rayon d'action jusqu'au sommet des arbres.

Les *herbicoles*, beaucoup moins nombreux, habitent les tiges creuses des graminées.

Les *arboricoles* utilisent souvent des branchettes creuses situées entre 1 et 4 mètres de hauteur ou bien construisent des nids. Les plus célèbres sont les Fourmis tisserandes *Oecophylla longinoda*. Leur aire de chasse est limitée à l'arbre qui les porte et à ses voisins avec de rares incursions au sol.



Fig. 50 : Localisation des sites de nidification des Fourmis dans le domaine vertical d'une savane africaine. A : espèces endogées ; B : espèces terricoles (y compris dans le sol suspendu du palmier) ; C : espèces herbicoles ; D = espèces arboricoles (nids creusés) ; E : espèces arboricoles (nids édifiés) (d'après Lévieux, 1977).

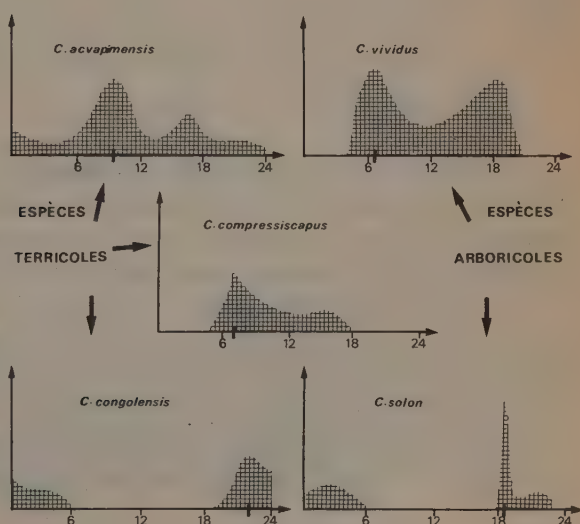
Cet exemple de peuplement de la savane à palmiers Rôniers montre que la totalité de l'espace vertical, de la roche du sous-sol à la cime des palmiers, est utilisée. On trouverait une situation analogue dans la forêt-galerie voisine où la canopée malgré sa grande hauteur (20 à 50 m) est occupée.

2. L'UTILISATION DU TEMPS

La plus grande variabilité existe lorsqu'on étudie les heures de sortie des espèces sur un espace donné. En fait de jour comme de nuit, il se trouve toujours des Fourmis poursuivant leur action de chasse et de récolte.

Un examen plus attentif des horaires permet de comprendre comment s'effectue le partage du temps. Prenons pour exemple les cycles d'activité des cinq *Camponotus* les plus communs en savane, trois terricoles (*C. acvapimensis*, *C. compressiscapus*, *C. congolensis*) et deux arboricoles (*C. vividus*, *C. solon*) (fig. 51). On remarque tout d'abord que certaines espèces sont diurnes et les autres nocturnes. Si l'on se réfère aux espèces terricoles on s'aperçoit que chaque Fourmi possède une heure d'activité de pointe particulière : 8 heures pour *compressiscapus*, 9 heures pour *acvapimensis* et 20 heures pour *congolensis*. Chez les arboricoles, *vividus* est très actif vers 7 heures et *solon* vers 19 heures. Ainsi les vagues de pourvoyeuses se succèdent-elles tout au long du cycle de 24 heures. Lorsque les heures de sortie sont proches

Fig. 51 : Comparaison des cycles d'activité quotidiens de cinq espèces de *Camponotus* de la savane africaine. En raison des horaires d'activité maximale propres à chaque espèce et de la répartition spatiale, toute compétition est exclue (d'après Lévieux, 1977).



(*compressiscapus* et *vividus* par exemple) la compétition est tout de même évitée puisque le premier est cantonné à la savane et le deuxième à la forêt-galerie, toute rencontre étant exclue.

Si l'on compare à présent comme l'a fait Lévieux les espèces appartenant à des genres différents, le même phénomène se retrouve ; par exemple une société de *Platythyrea* chasse dans les branches d'un bouquet d'arbres entre 7 heures et 17 heures. Ces mêmes arbres seront exploités par un *Camponotus* entre 19 heures et 5 heures ; toute rencontre est ainsi évitée.

L'utilisation du temps peut aller encore plus loin. Etudiant diverses Fourmis moissonneuses dans le désert du Nouveau-Mexique, Whitford *et al.* (1981) notent que la ségrégation entre espèces est non seulement quotidienne mais aussi saisonnière. Les espèces du genre *Pogonomyrmex* connaissent une activité de récolte intense au début et au milieu de l'été. Depuis la mi-septembre jusqu'en novembre le nombre des sociétés actives se réduit et le rythme des récoltes ralentit. Au contraire les sociétés de *Pheidole rugulosa*, *xerophila* et *militicida* qui fréquentent le même biotope connaissent une activité maximale fin septembre et début octobre.

Il arrive bien sûr, surtout dans le cas de genres différents, que les heures de sortie coïncident. La séparation des espèces est alors assurée par la grande diversité des régimes alimentaires, une espèce cherchant des proies animales, l'autre des jus sucrés.

En combinant trois facteurs qui sont le biotope prospecté, l'heure de sortie, la nature des proies recherchées, toute friction entre espèces différentes se trouve éliminée ou fortement freinée.

3. L'UTILISATION DES RESSOURCES

Il existe une corrélation directe entre l'épaisseur de la strate explorée et la diversité des proies. C'est pourquoi les espèces terricoles ou endogées présentent un régime alimentaire étroit, c'est-à-dire consomment des proies appartenant à une même groupe zoologique. L'exemple type en est *Amblyopone pluto*. Cet endogé - nous l'avons déjà dit - qui vit à une quinzaine de centimètres de profondeur se nourrit exclusivement de Myriapodes Chilopodes. D'autres Fourmis du sol des savanes ou des forêts montrent aussi une spécialisation très poussée (Lévieux 1982) : œufs d'Arthropodes (*Discothyrea oculata*), œufs de Diplopodes (*Plectroctena subterranea*), Collemboles (*Strumigenys*), Oligochètes (*Psalidomyrmex procerus*) etc. Les Fourmis qui

chassent strictement à la surface du sol présentent aussi des régimes très spécialisés ; c'est le cas de *Leptogenys conradti* qui capture des Isopodes (Oniscoïdes) ou encore de *Megaponera foetens*. Cette espèce exécute des raids à longue distance, plus de 50 mètres en ligne droite du nid, d'où elle ramène uniquement des termites appartenant à diverses espèces.

A l'opposé, les Fourmis qui patrouillent sur plusieurs niveaux se montrent beaucoup plus généralistes ; elles ramènent au nid toutes sortes d'animaux, pourvu que leur taille soit bien sûr en rapport avec celle des Fourmis : Oligochètes, Arachnides, Myriapodes, Crustacés et surtout Insectes. L'alimentation de *Pheidole bucholzi* par exemple comprend 50 % de Termites, 20 % d'Insectes et 30 % d'Arthropodes divers (Arachnides, Myriapodes, Isopodes) ; celle de *Technomyrmex andrei* est constituée par 80 % de Termites, 20 % d'Insectes dont 8 % de Collembolés (Lévieux 1982).

Ainsi presque tous les groupes zoologiques de petite taille sont la proie des Fourmis.

En ce qui concerne les produits d'origine végétale, on note là aussi une très grande diversité puisque toutes les parties du végétal sont consommées : fleurs, fruits, feuilles, etc. Une attention spéciale doit être apportée aux exsudations sucrées qui fournissent aux sociétés des glucides en grande quantité.

Par le jeu combiné des sites de nidification, des horaires d'activité, des aires de chasse ou de déplacement, par la variation des régimes alimentaires, les Fourmis mettent en coupe réglée la quasi totalité des ressources de la biocénose. De plus on a pu constater que la compétition entre les différentes espèces est faible puisqu'elles ont atteint un degré de diversification tel qu'elles ont accès à des ressources multiples, évitant ainsi de se combattre. Ces deux caractères, efficacité et cohabitation, expliquent sans doute le succès tant quantitatif que qualitatif des Fourmis dans la savane.

III. LA TROPHALLAXIE

Une fois le produit de la chasse ou de la récolte ramené au sein de la société il reste à le distribuer à l'ensemble des congénères larvaires et adultes. La chose est facile et simple pour les aliments solides tels que les proies animales : elles sont découpées en petits fragments et distribuées plus ou moins

mâchées aux larves. L'aliment liquide fait l'objet d'un circuit plus compliqué et donne lieu à des échanges complexes qui constituent la trophallaxie.

1. DÉFINITION

Le terme de *trophallaxie* forgé à partir de « trophos » nourriture et « laxis » échanger, a été créé par Wheeler en 1918 mais les premières observations sont beaucoup plus anciennes. De Réaumur en 1742 avait déjà surpris la régurgitation de salive offerte par les Fourmis adultes à leurs larves. Le sens exact que l'on attribue à ce terme a varié à travers les opinions de Janet (1895), Roubaud (1916), Wheeler (1918, 1926), Wasmann (1920), Schneirla (1938) ou Le Masne (1953 a).

Actuellement la plus grande partie des spécialistes se rallie à la définition de Wilson (1971) qui entend par trophallaxie l'échange d'aliments liquides entre les membres de la société.

Cet échange d'aliments peut paraître banal quand il concerne le nourrissage des jeunes par les parents puisqu'il fait partie du répertoire comportemental habituel d'un grand nombre d'animaux vivant en société ou tout au moins en famille : Oiseaux et nombreux Mammifères. Par contre la trophallaxie entre adultes constitue une caractéristique essentielle des Insectes sociaux : guêpes, abeilles, Fourmis, termites. Elle devient exceptionnelle dans les autres groupes zoologiques.

Il faut noter que chez les Fourmis, comme d'ailleurs chez les autres Hyménoptères sociaux, guêpes et abeilles, la trophallaxie entre adultes se pratique de bouche à bouche ; elle est qualifiée de *stomodéale*. Chez les termites, en plus de la nourriture régurgitée il existe un autre type d'échanges : un des deux partenaires émet par l'anus une goutte alimentaire qui est absorbée par l'autre individu. Il s'agit alors de trophallaxie *proctodéale*.

La trophallaxie est liée à une disposition anatomique particulière : l'existence d'une poche ou jabot social (cf. *fig. 4*) suivi d'un gésier ou proventricule qui agit à la manière d'une pompe ; ce n'est qu'après avoir traversé jabot et proventricule que la nourriture atteint l'intestin moyen. Le jabot est capable de dilatations importantes surtout chez les espèces qui se nourrissent de jus sucrés. Déjà chez le banal *Plagiolepis* européen, l'ouvrière repue apparaît largement distendue. Le phénomène est encore plus saisissant chez les « Fourmis pots de miel » d'Amérique tels les *Myrmecocystus* : certaines ouvrières emmagasinent tellement d'exudats sucrés que leur abdomen prend la forme de petites billes. Nous en parlerons plus longuement dans le chapitre suivant (*fig. 56*).

2. LES ÉCHANGES ENTRE ADULTES

Lorsqu'une ouvrière est affamée, elle sollicite un échange trophallactique en s'adressant à un congénère dont le jabot est plein (fig. 52). Cette sollicitation se traduit par des coups et des caresses que la receveuse porte sur la tête de la donneuse à l'aide de ses antennes et des tarses des pattes antérieures (Le Masne 1951 ; Hölldobler 1970 a, b ; Lenoir 1973 et 1979 ; Lenoir et Jaisson 1982). Le plus souvent elle incline sa tête de 90 ° par rapport à celle de la donneuse ; ses mandibules restent jointives. La donneuse pour sa part agit beaucoup moins ses antennes, le scape étant dirigé vers l'arrière. Les mandibules sont écartées et bientôt on voit sourdre une goutte rapidement absorbée par la receveuse. La fin de l'échange est précédée de battements des tarses des pattes antérieures. Les pattes servent de point d'appui pour le retrait de la receveuse. Chez certaines espèces (*Lasius*) la receveuse utilise ses pattes tout au long de l'échange.

régurgitations spontanées sans attendre d'être sollicitées ; elles peuvent même régurgiter sur le sol si aucune ouvrière n'est désireuse de recevoir la provende (Jaisson 1969).

Le rôle des trophallaxies est fondamental pour le nourrissage de la reine ; il est en effet exceptionnel qu'elle s'alimente directement : chez *Plagiolepis pygmaea* les reines ne se jettent sur le miel qu'après plusieurs semaines de jeûne. Habituellement donc, la reine qui est entourée d'une cour d'ouvrières, est régulièrement nourrie par trophallaxie. Dans le cas d'espèces très attractives comme les *Solenopsis* elle obtient sa nourriture sans avoir besoin de la solliciter (Le Masne 1951 ; Wilson 1962 a). Dans d'autres cas elle sollicite à la manière des ouvrières (*Lasius niger*) mais bénéficie de la priorité (Lenoir 1979). Aussi la présence d'une reine amène les ouvrières à récolter plus de nourriture dont une grande partie lui sera réservée ; cela a été vérifié quantitativement chez *Plagiolepis pygmaea* (Bonavita-Cougourdan et Passera 1978) et chez des *Leptothorax* (Provost 1978).

L'emploi des radio-isotopes a permis à Bonavita-Cougourdan (1980), Bonavita-Cougourdan et Gavioli (1981) et Bonavita-Cougourdan *et al.* (1977, 1979) de mettre en évidence le curieux phénomène de l'*inversion*. Une ouvrière de *Camponotus vagus* nourrie de miel radioactif est placée au-dessus d'un collimateur en plomb qui limite la détection de radioactivité à un cône étroit ne concernant que l'abdomen de cette Fourmi donneuse. Au cours de l'échange trophallactique on mesure ainsi en continu les variations de la radioactivité du gastre donc du flux du miel radioactif. On découvre alors qu'au cours du même contact le sens de l'échange peut s'inverser à plusieurs reprises, la donneuse devenant receveuse et réciproquement. Cette

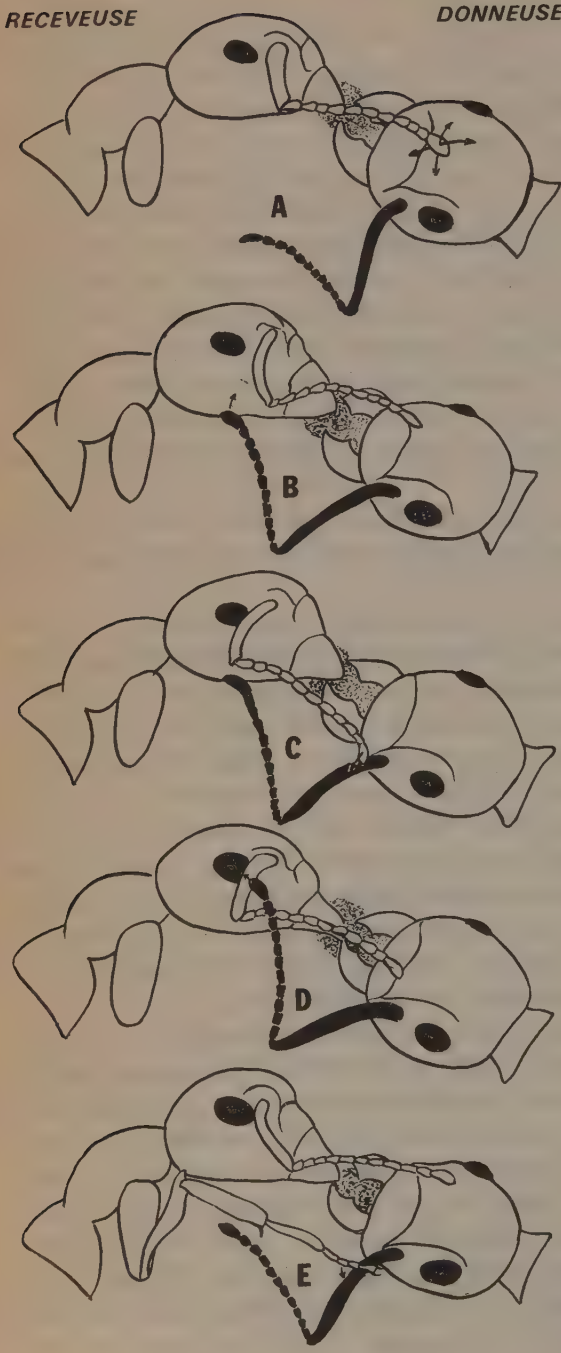


Fig. 52 : Les échanges trophallactiques. La donneuse est à droite, la receveuse à gauche. A : la receveuse balaie la tête de la donneuse avec son antenne ; B : la donneuse fait de même ; C et D : échanges de contacts antennaires ; E : fin de la trophallaxie ; la receveuse éloigne avec sa patte antérieure l'antenne de la donneuse, puis se retire (d'après Lenoir et Jaisson, 1982).

inversion est pratiquée par 27 % des couples et ce sont les ouvrières les plus agressives vis-à-vis d'ouvrières étrangères qui manifestent le plus fortement ce comportement.

Le même usage des radio-isotopes mais cette fois dans la nature, montre que les relations interspécifiques sont quelquefois possibles : diverses espèces de *Formica* du groupe *rufa* peuvent échanger de la nourriture (Chauvin *et al.* 1961). Ces relations assez surprenantes ont été retrouvées chez d'autres espèces particulièrement agressives comme les Fourmis de feu *Solenopsis invicta*, *Solenopsis geminata* ou encore *Pheidole dentata* (Bhatkar 1979). Cet auteur provoque des rencontres entre ouvrières originaires de sociétés éloignées de plusieurs centaines de kilomètres. Dans une telle situation l'un des partenaires se montre agressif, mord l'adversaire qui va alors devenir donneur : il régurgite une goutte et la présente à l'ouvrière aggressive étrangère comme une offrande qui apaise et déclenche un comportement de sollicitation. Si de la nourriture n'est pas offerte, le combat reprend et l'ouvrière agressée est tuée. Bhatkar note que la trophallaxie diffère de celle exécutée entre ouvrières d'une même société : dans ce cas elle est suivie d'actes de toilettage, la receveuse nettoie les appendices de la donneuse. Dans le cas de Fourmis étrangères la receveuse nettoie ses propres appendices, marquant ainsi une pause mise à profit par la donneuse pour s'enfuir. Bhatkar pense que l'odeur de la nourriture régurgitée masque celle de la colonie étrangère à laquelle appartient la donneuse. Cette pratique pourrait expliquer en partie la facilité avec laquelle les Fourmis de feu ont envahi 52 millions d'hectares aux U.S.A. en vingt ans (Bhatkar et Kloft 1977).

Si la pratique des échanges trophallactiques est possible entre espèces différentes elle est aussi effectuée très régulièrement par les différents myrmécophiles hébergés par les Fourmis : le Coléoptère Staphylin *Atemeles pubicollis* tapote de ses antennes les ouvrières de la Fourmi hôte *Myrmica laevinodis* et en obtient de la nourriture, *Amphotis* fait de même le long des pistes de *Lasius fuliginosus* (Hölldobler 1970, 1973). Citons encore le Coléoptère Brenthidæ *Amorphocephalus coronatus* et la Fourmi *Camponotus cruentatus* (Le Masne et Torossian 1965) (fig. 53). Lachaud (1981) a étudié minutieusement les échanges trophallactiques entre la Fourmi *Diplorhynchus fugax* et une minuscule guêpe myrmécophile *Lepidopria pedestris*. L'analyse de séquences cinématographiques révèle que le myrmécophile a parfaitement assimilé le code gestuel qui permet d'obtenir la nourriture ; ses antennes frappent ou balayent la zone interantennaire de la Fourmi sollicitée et le dessus de la tête. Il se sert aussi des pattes prothoraciques dont les tarses frottent la face ventrale de la tête de l'ouvrière. D'une façon générale le comportement du myrmécophile est calqué sur celui de la Fourmi.

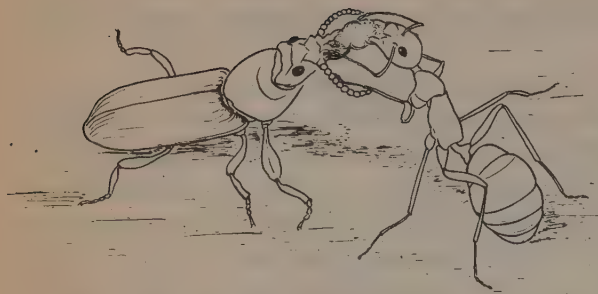


Fig. 53 : Echanges trophallactiques entre une Fourmi (*Camponotus cruentatus*) et un Coléoptère myrmécophile (*Amorphacephalus coronatus*) (modifié d'après Le Masne et Torossian, 1965).

La trophallaxie bien que très largement répandue chez les Fourmis ne concerne pas toutes les espèces. Dans la sous-famille des Ponerinae, qui est souvent qualifiée de primitive, les ouvrières recourent fort peu à cette possibilité de partage de la nourriture (Le Masne 1952 ; Bonavita et Le Masne 1970 ; Agbogba 1982). On connaît par contre une pseudotrophallaxie chez certaines espèces de ces mêmes Ponerinae (Jaisson et Fresneau 1978 ; Fresneau *et al.* 1982). Chez des *Neoponera* ou des *Ectatomma* les pourvoyeuses ramènent au nid des gouttes de liquide sucré qu'elles offrent à leurs congénères. Pendant l'échange on observe des contacts antennaires entre les deux Fourmis semblables à ceux observés pendant la trophallaxie des Fourmis des sous-familles évoluées.

Même chez les Fourmis supérieures elle n'est pas universelle : l'utilisation d'aliments colorés (Delage et Jaisson 1969) ou d'aliments marqués par addition de radio-éléments (Agbogba 1982) démontre son absence chez les *Aphaenogaster*. Le manque de la fonction trophallactique se retrouve aussi chez un genre granivore, *Pogonomyrmex* (Wilson et Eisner 1957). Pourtant certaines Fourmis savent pallier cette absence d'élément essentiel de la vie sociale ; c'est le cas d'*Aphaenogaster subterranea* et *senilis* (Agbogba 1982). Lorsque l'expérimentateur leur offre du miel, les pourvoyeuses s'empressent de recouvrir ce dernier avec des matériaux disponibles : grains de sable, brindilles... Elles s'immobilisent ensuite et lèchent la partie liquide encore accessible. Puis elles ramènent au nid dans leur mandibules les boulettes du mélange miel-sable ou miel-végétaux. Dans le nid ces éléments seront léchés. Cette conduite permet d'assurer l'approvisionnement des autres membres de la société en liquides sucrés que la disparition des échanges de bouche à bouche ne permet plus de réaliser. Ce comportement existe dans la nature chez des *Aphaenogaster* américains (Fellers et Fellers 1976) ou japonais (Tanaka et Ono 1978).

Il s'agit d'ailleurs là d'un des rares exemples d'utilisation d'un outil par les Insectes. Quelques cas ont été signalés chez les Fourmis. Le plus classique est celui des Fourmis tisserandes, les *Oecophylles*, qui « cousent » ensemble les bords des feuilles constituant leur nid en utilisant leurs larves comme navette productrice du fil de soie. Nous avons aussi signalé plus haut l'utilisation de petites pierres par les ouvrières de *Conomyrma* pour bloquer leurs ennemis dans leurs nids.

3. LA SÉMANTIQUE DES BATTEMENTS ANTENNAIRES

Il est évidemment tentant de voir dans les échanges antennaires observés lors d'une trophallaxie l'amorce d'une sémantique précise. Chez les guêpes et chez l'abeille (Montagner 1966 ; Montagner et Pain 1971) à chaque mouvement antennaire d'un des partenaires correspond une réponse antennaire appropriée de l'autre partenaire. Chez les Fourmis les réactions paraissent peu liées. Il est difficile de prévoir les mouvements d'un partenaire en observant les caresses qu'il reçoit (Lenoir et Jaisson 1982). Bonavita-Cougourdan (1981) a analysé les communications antennaires chez *Camponotus vagus*. La receveuse, comme dans les exemples précédents, effectue une succession de mouvements de balayage de la tête du partenaire. Les balayages, d'abord très rapides, déclenchent l'ouverture des mandibules et le début du transfert de nourriture.

La donneuse présente des mouvements antennaires plus complexes ; on peut les classer en sept actes différents numérotés de 1 à 7 ; par exemple l'acte 1 signifie antennes étendues vers l'avant au-dessus de la tête de la receveuse. Sur 210 contacts trophallactiques étudiés, Bonavita-Cougourdan a enregistré 63 séquences différentes. La variabilité est donc grande. La séquence la plus fréquente qui comprend dans l'ordre les actes 1, 2, 7 est apparue dans 15 % des cas seulement. La deuxième a une fréquence de 12 % et les autres une fréquence inférieure à 5 %. Il n'y a donc pas stéréotypie avec des enchaînements inéluctables. D'ailleurs ces actes n'ont aucune action spécifique sur le flux trophallactique. De même il n'y a pas corrélation entre les battements antennaires de la receveuse et ceux de la donneuse ; à un mouvement particulier de la donneuse ne correspond pas un mouvement approprié de la receveuse car ses actes ne constituent pas des signaux évocateurs.

Cette absence de rigidité dans le codage gestuel se retrouve lors des échanges Fourmi-myrmécophile (Lachaud 1981). Là aussi l'ordre de l'enchaînement des séquences importe peu, le principal étant qu'elles exis-

tent. C'est d'ailleurs parce qu'il n'y a pas de signal spécifique que les myrmécophiles parviennent à copier les signaux tactiles de leurs hôtes.

En fait les stimuli n'agissent pas chez les Fourmis de façon séquentielle strictement stéréotypée. Ce qui compte le plus c'est la densité des coups et des caresses qui tombent sur la tête de la donneuse. C'est l'ensemble des mouvements qui présente une valeur sémantique et non chaque acte pris isolément. Lenoir (1982) a d'ailleurs montré que la quantité d'informations transmises entre deux Fourmis grâce aux contacts antennaires correspond seulement à 10 - 20 % de la totalité du message émis. A titre de comparaison signalons que la quantité d'informations transmises par d'autres types de communications comme les messages chimiques contenus dans la piste chimique des *Solenopsis* peut atteindre 70 % (Wilson 1982).

4. LES ÉCHANGES ENTRE LARVES ET ADULTES

A l'exception de quelques espèces primitives, les larves de Fourmis sont dans une situation de dépendance absolue pour ce qui concerne leur alimentation. Elles sont en effet dans l'incapacité totale de bouger, à part des mouvements de tête de faible amplitude. Les ouvrières nourrices doivent donc les alimenter individuellement. D'une manière générale les stades les plus jeunes sont nourris uniquement par trophallaxie, les plus âgées recevant une alimentation mixte : liquides régurgités plus fragments de proies découpées par les ouvrières nourrices et déposés directement entre les mandibules. A cela il faut ajouter de nombreux œufs alimentaires.

Contrairement à ce que nous avons vu lors des échanges entre adultes, ici l'ouvrière ne prend aucune position particulière (Le Masne 1953 a). Elle aborde la larve aussi bien par le dessus (ventre à ventre) que par devant (tête contre tête) ou par le côté. A l'aide de ses antennes l'ouvrière caresse la bouche de la larve par des mouvements de faible amplitude. Si la larve est affamée elle répond en redressant la tête et en remuant les mandibules. L'ouvrière commence alors à régurgiter. Il arrive fréquemment que la larve refuse la nourriture ; en effet les ouvrières ne sont pas capables, a priori, de distinguer une larve affamée d'une larve repue. Elles procèdent alors par la « méthode des essais et erreurs », la réponse de larves (ou la non-réponse) les renseignant (Le Masne 1953 a, 1980 ; Brian 1956 a). L'initiative peut aussi appartenir à la larve qui sollicite alors l'octroi de nourriture (Le Masne 1953 a) en agitant la tête et en faisant jouer les mandibules. Ce comportement entraîne une réponse positive de la part des ouvrières voisines.

On peut artificiellement faire accepter de la nourriture liquide à une ouvrière affamée en caressant sa tête à l'aide d'un pinceau à poils fins et en lui présentant un capillaire en guise de biberon (Le Masne 1953 a).

Pour leur part les larves savent rejeter par la bouche un liquide clair qui est léché par les ouvrières ; ce phénomène se produit soit spontanément soit à la suite d'une sollicitation de la part de l'ouvrière. La composition exacte de ce liquide n'est pas connue mais on peut supposer avec Le Masne (1953 a, 1980) qu'il a pour origine les glandes salivaires plutôt que le contenu du tube digestif, encore qu'une combinaison des deux soit possible. Sa valeur nutritive est certaine puisque Maschwitz (1966) trouve que la sécrétion orale des larves de *Tetramorium caespitum* contient des acides aminés à un taux plus élevé que dans l'hémolymphe. En tout cas il y a bien réciprocité et échange de nourriture entre larves et adultes, ce qui permet de faire entrer ce phénomène dans le cadre de la trophallaxie. Les larves de Fourmis ont aussi pour coutume de rejeter par l'anus cette fois un liquide clair, parfois laiteux ; il s'agit d'un excreta en provenance de la vésicule rectale (Le Masne 1953 a). Un simple effleurement avec un poil de pinceau suffit à provoquer son émission chez *Pheidole pallidula*. Selon les espèces cet excreta est éliminé (*Ponera*) ou au contraire consommé par les ouvrières qui peuvent même en solliciter l'émission (Myrmicinae).

Enfin un cas particulier doit être signalé : c'est celui des énormes larves de sexués qui sont semble-t-il nourries uniquement par régurgitation à l'exclusion de toute nourriture solide. Chez *Plagiolepis pygmaea* elles reçoivent ainsi jusqu'à sept fois plus de nourriture par unité de poids que les larves d'ouvrières (Bonavita-Cougourdan et Passera 1978).

En résumé, le comportement trophallactique implique des signaux tactiles qui comprennent des battements antennaires mais aussi des mouvements des pattes antérieures. Ces signaux tactiles ont essentiellement un rôle mécanique de stimulation et semblent moins bien ritualisés que chez les autres Hyménoptères sociaux.

Le polyéthisme

L'observation rapide d'une fourmilière donne un sentiment d'agitation désordonnée. Pourtant la somme d'actes individuels qui semblent incoordonnés aboutit à un fonctionnement parfaitement adapté. Une étude précise et prolongée de l'activité de la fourmilière révèle alors qu'à un instant donné chaque individu accomplit une tâche particulière ou reste inactif. Wilson et Fagen (1974) ont mis au point une méthode de travail basée sur la construction d'un *éthogramme*, c'est-à-dire sur la *réalisation du catalogue* complet des actes comportementaux d'une Fourmi. Par exemple une observation répartie sur 51 heures permet de relever 27 actes différents représentant l'éthogramme de *Leptothorax curvispinosus*. C'est ainsi que l'on peut mettre en évidence chez les Fourmis une *division du travail* ou *polyéthisme* (Wilson 1971). Les facteurs responsables du polyéthisme sont de trois ordres : le polymorphisme, l'âge des individus et la variabilité individuelle.

I. POLYÉTHISME SELON LA CASTE

Nous avons déjà évoqué dans des chapitres antérieurs un phénomène fondamental : l'existence d'une caste reine et d'une caste ouvrière entraînant une séparation radicale des tâches ; la reine assure la descendance de sa société, les ouvrières soignent, récoltent, construisent. En réalité cette répartition des tâches tolère de nombreuses exceptions : nous avons vu comment les ouvrières peuvent pondre dans certaines circonstances et il faut savoir que la reine elle-même n'est pas toujours réduite au seul rôle de pondeuse. Dans

les sociétés des espèces évoluées appartenant aux Myrmicinae ou aux Formicinae, de nombreuses reines fondent les nouvelles colonies de façon indépendante. Pendant le temps de la fondation elles sont parfaitement capables de creuser une loge, d'alimenter les premières larves, de les lécher, de les assister lors de leur métamorphose. Ce n'est que lorsque les premières ouvrières prendront le relais que les reines se consacreront exclusivement à la ponte.

Chez les espèces moins évoluées appartenant aux sous-familles des Myrmiciinae ou des Ponerinae, les reines fondatrices doivent même sortir du nid pour chasser et ramener des proies qu'elles offrent aux larves de leur premier couvain. Ce comportement se retrouve exceptionnellement chez des espèces évoluées comme *Manica rubida* appartenant aux Myrmicinae (Le Masne et Bonavita 1969) ou certaines Dacétines (Dejean 1982). Ces comportements de soins au couvain et d'approvisionnement peuvent se poursuivre après la période de fondation chez les espèces primitives comme *Neoponera apicalis* (Fresneau et Dupuy 1982) une espèce mexicaine : les deux reines fécondes d'une société adulte sortent du nid et ramènent des proies comme les ouvrières ; il en est de même pour les reines vierges.

Néanmoins le schéma général veut que seules les ouvrières soient impliquées dans les tâches non liées à la reproduction. Lorsqu'il existe au sein de ces ouvrières des catégories morphologiques différentes correspondant aux sous-castes définies dans un autre chapitre il y a souvent spécialisation selon la sous-caste considérée.

1. DÉFENSE DE LA SOCIÉTÉ

Elle est souvent dévolue aux individus les plus grands de la société, en particulier à ce que l'on appelle les *soldats* des espèces à dimorphisme complet. Cette défense peut revêtir un aspect passif lorsque les soldats bloquent l'entrée du nid ou actif lorsqu'ils mordent leurs adversaires.

a) Aspect passif : blocage des trous d'entrée

On sait depuis les travaux de Forel (1874) et de Wheeler (1910) que les soldats du sous-genre *Colobopsis* se servent de leur tête tronquée pour boucher l'orifice du nid creusé dans des branchettes ou dans des galles de chêne. Les ouvrières *minor* lorsqu'elles reviennent au nid après avoir récolté de la nourriture se font reconnaître par les « portiers » qui, reculant, libèrent l'entrée et les laissent passer (fig. 54).



Fig. 54 : Les soldats « portiers » de *Colobopsis*. Cette espèce niche dans des branchettes ou comme ici dans les galles de *Cynipidae* portées par les chênes. Le trou d'entrée est obturé par la tête du soldat dont le front est tronqué (d'après Wheeler, 1910 et Wilson, 1971).

Wilson (1974) a complété les observations de Forel en étudiant ce comportement particulier de défense chez une espèce américaine *Camponotus (Colobopsis) fraxinicola*. Il note que le trou d'accès, bien qu'il soit taillé exactement aux mesures de la tête des soldats, est toujours creusé par les ouvrières *minor*. Lorsque les soldats ne bloquent pas le trou ils demeurent néanmoins à proximité, la tête dirigée vers la sortie, prêts à intervenir. Il suffit alors de libérer dans le voisinage du nid un peu d'undécane, phéromone d'alarme produite par la glande de Dufour, pour les voir se ruer vers les trous et les boucher avec leur tête. Les ouvrières de leur côté ne restent pas passives

mais attaquent les intrus, les mordent et les arrosent d'acide formique, aidées par les soldats qui n'ont pas de trou à boucher.

Chez *Zacryptocerus varians* (cf. fig. 12), une espèce arboricole du Nouveau Monde, la tête du soldat est en forme de bouclier. Là encore cette particularité anatomique est utilisée pour obturer le trou d'entrée du nid qui est creusé dans des branchettes (Creighton et Gregg 1954 ; Creighton et Nutting 1965 ; Creighton 1963). Wilson (1976 a) a dressé l'éthogramme de cette espèce : les ouvrières *minor* présentent 38 actes comportementaux différents, les soldats 11 et les reines 2 seulement (la ponte et des échanges trophallactiques avec des ouvrières *minor*).

Les soldats apparaissent le plus souvent très peu actifs sauf dans les situations impliquant la défense du nid. Encore ne répondent-ils qu'aux alertes de forte intensité en repoussant les intrus à l'aide de leur tête fonctionnant à la manière de la lame d'un buteur. Lors des alertes d'un niveau plus faible ce sont les *minor* qui assurent seules la défense en saisissant l'adversaire par les appendices et en le tirant hors du nid. Les soldats peuvent toutefois lécher ou transporter les larves et les nymphes surtout en cas de danger.

b) Aspect actif : l'adversaire est cisailé

Cette fois les soldats sont pourvus d'une tête volumineuse abritant des muscles puissants : les mandibules sont particulièrement adaptées pour sectionner les appendices de l'ennemi. L'exemple-type est celui des *Pheidole* comme *P. pilifera* étudié par Buckingham (1911) ou *P. militicida* (Creighton et Creighton 1959). Les soldats de *P. militicida* peuvent circuler sur les pistes d'affouragement de leur société mais ils ne s'éloignent généralement pas de l'entrée du nid et ne transportent jamais les graines qui constituent la base de l'alimentation de ces Fourmis (Creighton et Creighton 1959 ; Hölldobler et Möglich 1980). Ils participent à la préparation des graines à l'intérieur du nid mais leur véritable rôle est la défense de la société contre les Fourmis appartenant à d'autres espèces. Par exemple lors de l'envol des sexués les soldats sortent par centaines du nid, surveillent et protègent le départ des mâles et des femelles. Hölldobler et Möglich les ont vu s'opposer avec succès à l'invasion d'une colonne de *Solenopsis xyloni*.

c) Aspect actif : l'adversaire est transpercé

Les mandibules du soldat sont longues et pointues. L'exemple le plus impressionnant est celui offert par les Fourmis migratrices (cf. fig. 47).

Lors des raids de chasse ou des colonnes d'émigration des *Eciton*, on note la présence de « gardes » qui, tournant le dos au flot des fourmis « sur-

veillent » les alentours, mandibules largement ouvertes et dissuadent ainsi quiconque tenterait de couper la file. La plupart de ces gardes sont des ouvrières *major* (Rettenmeyer 1963 ; Schneirla 1971 ; Topoff 1971).

Pour Topoff *et al.* (1973) ce comportement particulier pourrait être relié à des sensibilités différentes selon la caste et aux diverses phéromones qui organisent la vie sociale. Par exemple les ouvrières *major* seraient plus sensibles à la phéromone d'alarme que les ouvrières *minor* et seraient donc plus facilement mobilisables en cas de nécessité.

Une posture analogue est adoptée par les grandes ouvrières de la Fourmi saharienne *Cataglyphis bombycina* (Délye 1957) qui se postent à l'entrée du nid souterrain.

Un tel comportement dissuasif n'est pas toujours l'apanage des grandes Fourmis. Chez la champignoniste *Atta cephalotes*, c'est l'ouvrière *minor* qui assure une garde particulièrement originale : elle accompagne les ouvrières *media* chargées de découper et de ramener les feuilles destinées au jardin à champignons. Postée à proximité de la fourrageuse, les mandibules largement ouvertes, elle menace les mouches parasites de la famille des Phorides qui volent au-dessus de la *media*, attendant le moment favorable pour déposer un œuf sur son corps. On la voit ainsi (*fig. 55*) installée sur le morceau de feuille que la *media* transporte éloignant la mouche par des claquements de mandibules (Eibl - Eibesfeldt et Eibl - Eibesfeldt 1967).

d) Aspect actif : l'adversaire est expulsé

Ce comportement original est décrit par Carlin (1981) chez une Dacétine à gros soldats *Orectognathus versicolor*. Les soldats de cette Fourmi sont pourvus de mandibules puissantes mais dont l'extrémité est émoussée. Lorsqu'une Fourmi ennemie s'aventure près d'un soldat, les mandibules de ce dernier se referment brusquement mais ne poignent pas l'intrus. Sous l'effet du pincement la Fourmi étrangère est projetée à huit ou neuf cm exactement comme une graine de melon gicle d'entre les doigts qui la serrent. Les Américains, qui n'hésitent jamais à employer des termes imagés, ont baptisé ce comportement de défense particulier « bouncing », le « bouncer » étant le préposé musclé qui filtre les entrées dans les établissements nocturnes.

2. STOCKAGE DES LIQUIDES

On trouve chez plusieurs genres (*Prenolepis*, *Melophorus*, *Plagiolepis*, *Leptomyrmex*, *Camponotus*, *Proformica*...) des ouvrières spécialisées dans le stockage des liquides sucrés, particulièrement le miellat des Homoptères

(McCook 1882 ; Lubbock 1894 ; Forel 1895 ; Wheeler 1910 ; Stumper 1961 ; Sudd 1967). Ces « Fourmis à miel » ou « honey ants » des auteurs anglo-saxons atteignent leur développement maximal dans le genre *Myrmecocystus*. Wheeler (1910) décrit ainsi *M. horti-deorum*, abondant dans les déserts du Colorado : les ouvrières bonbonnes peuvent multiplier leur volume par cinq ou par huit et atteindre ainsi la taille d'un grain de raisin ; l'abdomen devient parfaitement sphérique grâce à la distension des membranes intersegmentaires ; les sternites apparaissant alors comme des îlots noyés



Fig. 55 : L'ouvrière minor de la champignoniste *Atta cephalotes* accompagne la media dans ses expéditions de récolte. Son rôle consiste à éloigner des mouches parasites *Phoridae* par des claquements de mandibules et des postures de menace (a, c, d). Elle revient au nid sur le morceau de feuille ramené par la media (b) (d'après Eibl-Eibesfeldt et Eibl-Eibesfeldt, 1967).

au milieu d'une fine membrane (fig. 56). Ces ouvrières qui sont le plus souvent, mais pas obligatoirement, choisies parmi les *major*, vivent dans les profondeurs du nid à plusieurs mètres sous la surface. Elles ne se déplacent qu'avec difficulté et le plus souvent, elles se suspendent au plafond des chambres par les griffes des pattes. Elles sont d'ailleurs incapables de regagner cette position sans aide si elles se décrochent. De plus leur taille leur interdit de passer d'une chambre à l'autre en raison de l'étroitesse des tunnels de jonction (Creighton et Crandall 1954). On peut trouver ainsi plusieurs

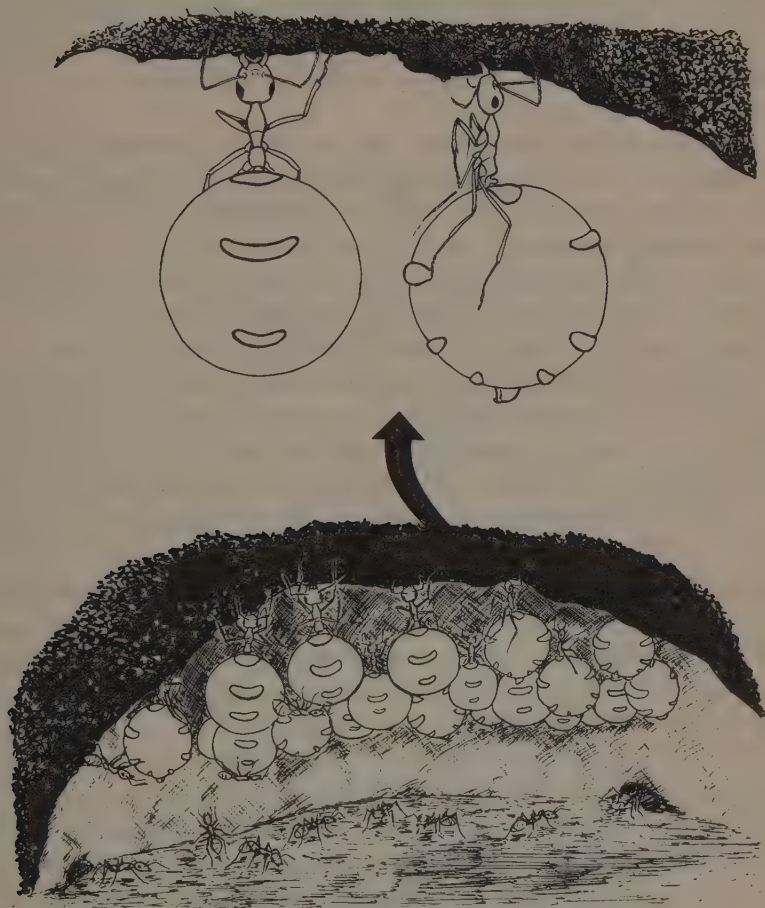


Fig. 56 : Les Fourmis à miel *Myrmecocystus horti-deorum*. Les ouvrières bonbonnes, gorgées de jus sucrés, vivent suspendues au plafond des loges, constituant de véritables garde-manger vivants (modifié d'après Wheeler, 1910).

centaines « d'outres vivantes » suspendues les unes à côté des autres et distribuées dans plusieurs chambres. Forel (1880) a montré que la dilatation de l'abdomen est due à celle du jabot rempli de liquide sucré. L'anatomie n'est d'ailleurs pas modifiée (Sudd 1967). Wheeler a observé que ce sont les jeunes ouvrières dont les téguments sont encore souples qui se transforment en « outres » en quatre à six semaines.

L'existence des Fourmis à miel semble liée aux conditions climatiques. On les trouve en effet de préférence dans les plaines arides et les déserts de l'Amérique du Nord, de l'Afrique du Sud et de l'Australie. Pendant de brèves périodes il y a abondance de miellat ou d'exsudations végétales sucrées suivies au contraire de longs mois pendant lesquels la nourriture manque. Les réserves accumulées par ces garde-manger vivants sont alors redistribuées à l'ensemble des congénères.

La situation est assez comparable pour l'espèce européenne *Proformica ferrerii* découverte par Bernard (1975) dans le massif de la Sainte-Baume près de Marseille. 4 % seulement des sociétés abritent des ouvrières distendues à raison d'une ouvrière bonbonne pour 2 000 ouvrières normales. Il semble que ce soit dans les stations défavorisées par un froid excessif ou par le manque de nourriture que les ouvrières stockeuses apparaissent.

Les liquides stockés ne sont pas toujours des jus sucrés. Glancey *et al.* (1973 b) ont montré que les ouvrières *major* de la Fourmi de feu *Solenopsis invicta* conservent de l'huile de soja pendant 18 mois. Le phénomène passerait inaperçu si les auteurs ne prenaient le soin de colorer cette huile avec une teinture rouge visible par transparence. Ces individus offrent cette nourriture lipidique au couvain sexué femelle ou à d'autres ouvrières pendant la période de disette.

Toutefois une étude de la distribution de la nourriture préalablement rendue radioactive modifie quelque peu les conclusions de Glancey (Howard et Tschinkel 1981) : si les *major* de *Solenopsis invicta* consomment plus d'aliments lipidiques, ce n'est plus vrai lorsqu'on rapporte la quantité de nourriture ingérée au poids de l'ouvrière ; *minor*, *media* et *major* se retrouvent alors à égalité. Par contre, il semble bien que les *minor* soient moins aptes que les *major* à stocker pendant de longues périodes de l'eau sucrée.

Les soldats du sous-genre *Colobopsis*, connus pour leur rôle dans la défense du nid, jouent aussi un rôle dans le stockage de la nourriture liquide. Wilson (1974) observe que chez *Camponotus (Colobopsis) fraxinicola* ces soldats possèdent un très gros abdomen et un corps gras important. Lorsque la société est nourrie abondamment avec une solution sucrée la majorité des soldats présente un abdomen distendu par l'absorption de liquide. Dans cette situation d'abondance, il y a toujours un plus grand pourcentage de soldats

que d'ouvrières transformés en éléments de stockage. Au contraire pendant les périodes de jeûne qui font suite, le nombre de soldats distendus diminue alors que celui des ouvrières augmente. C'est le signe que les soldats régurgitent alors plus de nourriture qu'ils n'en reçoivent, fonctionnant comme une caste régulatrice du flux de nourriture.

On peut rapprocher de la fonction d'individus réservoirs celle d'individus transporteurs de liquide. Il existe en effet chez *Camponotus pennsylvanicus* des individus spécialisés dans le transport vers le nid des divers jus sucrés (nectar ou miellat de pucerons). Ces sortes de « containers à six pattes » sont chargés ainsi de 1 000 à 1 200 μg de glucides qu'ils obtiennent des trayeuses de pucerons et qu'ils acheminent vers le nid (Pricer 1908 ; Fowler et Roberts 1980).

3. BROYAGE DES GRAINES

Les soldats ou les ouvrières *major* possèdent nous l'avons vu des mandibules très puissantes. Leurs compétences sont souvent mises à contribution pour broyer et malaxer la nourriture. Par exemple la tâche dévolue aux ouvrières *major* de *Solenopsis geminata* est très stricte. Wilson (1978) a noté après des observations prolongées que les grosses ouvrières *major* étaient impliquées seulement dans deux comportements : des toilettes individuelles et surtout le broyage des graines dont cette espèce est friande. On aboutit ici à une spécialisation totale. Ces activités se déroulent à l'intérieur du nid, les soldats sortant très peu. Il s'ensuit que les actes d'approvisionnement ou de réparation du nid incombent aux ouvrières *minor* et *media* qui présentent respectivement un catalogue de 17 et 12 tâches différentes. D'ailleurs la division du travail s'étend à ces dernières ouvrières puisque Wilson note qu'il existe une relation entre leur taille et celle des matériaux ou des proies qu'elles transportent. Le catalogue des comportements excessivement pauvre des soldats de *S. geminata* semble lié au fait que les graines représentent une part importante dans l'alimentation de cette espèce. En effet chez *S. invicta* espèce voisine moins gourmande en graines, les *major* ont un répertoire plus riche : elles broient les graines et se toilettent mais aussi elles transportent et lèchent les nymphes, charrient des matériaux, etc.

Le rôle des soldats de *Pheidole* est à peu près semblable. Whitford *et al.* (1981) notent que dans le désert du Nouveau-Mexique les soldats de diverses espèces de ce genre ne récoltent jamais les graines qui sont la base de l'alimentation. Ce sont les ouvrières qui accomplissent cette tâche. Les soldats

consacrent une grande partie de leur temps à séparer les parties consommables des parties dures comme les cosses.

4. ACTIVITÉS DE CONSTRUCTION

Les particularités anatomiques sont souvent mises à profit dans l'exécution d'une tâche particulière, nous l'avons vu avec les soldats. Les grosses ouvrières de la Fourmi saharienne *Cataglyphis bombicyna* possèdent de grands palpes labiaux munis de soies très développées. Elles s'en servent comme d'une pelle pour déblayer le sable qui encombre les galeries de leur nid : les boulettes de matériaux maintenues latéralement par les mandibules sont chargées sur les palpes puis évacuées. Ces mêmes ouvrières éloignent le sable accumulé par le vent à l'entrée du nid en grattant à l'aide de leurs pattes antérieures. Les ouvrières *minor* restent cantonnées dans le nid (Délye 1957).

Depuis les premières observations de Dodd (1902) de nombreux auteurs (Coles et Jones 1948 ; Weber 1949 ; Ledoux 1949 ; Way 1954) ont décrit la construction des nids par les Fourmis tisserandes du genre *Oecophylla* en Asie et en Afrique. Tandis que les grandes ouvrières maintiennent avec les mandibules les feuilles jointives, les petites ouvrières utilisant les larves comme des navettes, déposent le fil de soie qui collera les feuilles entre elles (fig. 57). En fait cette division du travail n'est réalisée que de jour. La nuit (Hemmingsen 1973) toutes les ouvrières participent, quelle que soit leur taille, au maintien des feuilles et au tissage.

Division du travail encore chez *Formica obscuripes*. Cette espèce présente un polymorphisme continu qui permet de distinguer des *major*, des *media* et des *minor*. Herbers (1979) a étudié sur le terrain les tâches effectuées par chacune de ces sous-castes identifiables grâce à leur coloration naturelle : les *major* ont la tête et le thorax rouges, les *media* des bandes roussâtres et les *minor* sont noires. Cette étude ne visant que les Fourmis hors du nid il y a tout lieu de penser que les individus concernés sont tous âgés. Le nid est réparé par les ouvrières *major*.

5. ACTIVITÉS D'APPROVISIONNEMENT

Cephalotes atratus niche dans les arbres de la forêt tropicale de Colombie. Sa démarche très lente lui a valu le nom de « Fourmi-tortue ». C'est une espèce de grande taille qui atteint 14 mm de long. Corn (1976, 1980) a montré que les tâches à l'extérieur de la fourmilière ne sont pas confiées à

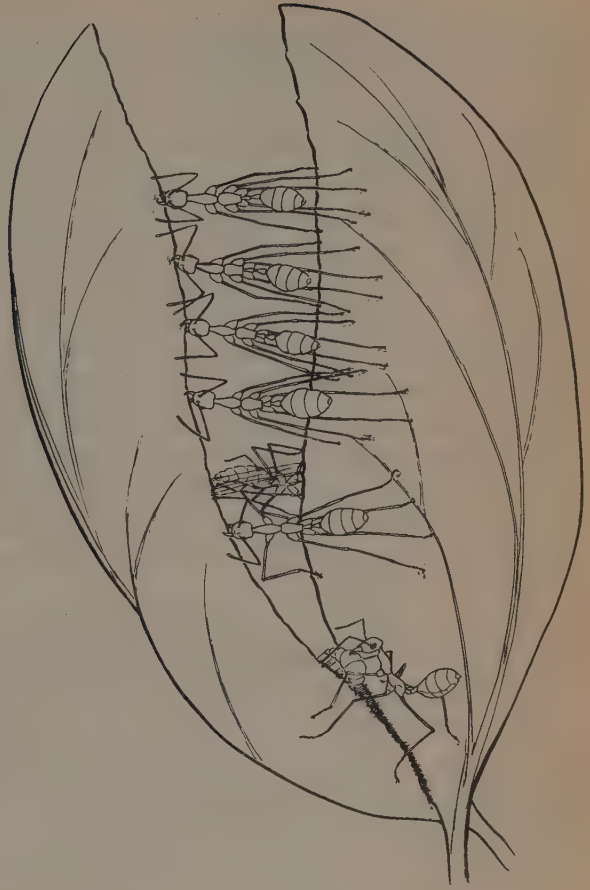


Fig. 57 : Les Fourmis tisserandes *Oecophylla longinoda*. Tandis que des ouvrières maintiennent les feuilles des arbres rapprochées, une autre ouvrière (en bas), dépose le fil de soie qui coud les feuilles entre elles. Elle tient entre ses mandibules la larve productrice de soie et l'utilise à la manière d'une navette de tisserand (modifié d'après Ledoux, 1949 et Mühlenberg et Maschwitz, 1973).

n'importe quelle ouvrière. Ainsi les fourrageuses au sol sont beaucoup plus grosses que celles spécialisées dans la récolte arboricole. La raison peut en être cherchée dans le fait que les Fourmis qui fourragent au sol ont de grandes chances d'être opposées aux nombreuses Fourmis champignonnistes *Atta* qui fréquentent le même biotope. Or Corn a montré que les *C. atratus* qui fourragent au sol, plus grandes, ont de bien meilleures chances de vaincre en combat singulier les *Atta* que leurs sœurs arboricoles. De même les *Cephalotes* qui défendent l'entrée de leur nid contre les *Atta* sont en grande majorité de grandes ouvrières.

Les Fourmis champignonnistes dont nous venons de parler à l'instant manifestent aussi un polymorphisme très important ; chez *Atta mexicana* par exemple les ouvrières *minor* mesurent 2 mm et les *major* 12 mm. Des

observations faites sur les pistes de récolte (Mintzer 1979) montrent qu'elles sont fréquentées uniquement par les ouvrières *media* qui sont donc chargées de ramener le matériel végétal au nid. La division du travail est différente chez une autre champignoniste *Atta texana* (Waller 1982) : les grandes ouvrières récoltent dans les arbres et les petites au sol. C'est l'inverse chez *Atta sexdens* au Paraguay où les petites ouvrières seules montent aux arbres. Chez *Atta sexdens rubropilosa* (Hubbel *et al.* 1980) la récolte se passe en deux temps : aux ouvrières les plus petites sont confiées les tâches de « moissonneuses » ; ces Fourmis grimpent au sommet des arbres et découpent les feuilles. Ce matériel préparé est jeté au sol où des ouvrières plus grosses le récupèrent et le transportent jusqu'au nid. Une division du travail comparable existe chez les Dacétines ; chez *Daceton armigerum* les grosses ouvrières ramènent au nid les proies qui ont été capturées par les *media* (Wilson 1962 b) ; chez *Orectognathus versicolor*, qui possède de plus gros soldats, la capture des proies est dévolue aux *minor* et aux *media* mais seules les *minor* sont chargées du transport vers le nid (Carlin 1981). Ainsi chez les trois dernières Fourmis citées, capture et transport sont des activités séparées confiées à des sous-castes différentes.

Des activités de récolte différenciées en fonction du polymorphisme se retrouvent chez *Camponotus pennsylvanicus* étudié par Fowler et Roberts (1980). Les grandes ouvrières fourragent au sol et dans les arbres tandis que les petites ouvrières gardent et surveillent les pucerons. Le marquage des animaux permet d'affirmer qu'il existe une fidélité à une tâche déterminée : ainsi 86 % des gardiennes de pucerons retrouvées après marquage ont conservé le même travail de gardiennage. Pour les fourrageuses au sol le taux de fidélité s'élève à 78 %. Très curieusement les ouvrières se préparent à leur besogne respective en emmagasinant de l'énergie en fonction des efforts qui leur seront demandés. Avant leur départ elles font le « plein » d'hydrates de carbone ; les gardiennes de pucerons en stockent en moyenne 52 μ g, les fourrageuses arboricoles 38 μ g et les fourrageuses terrestres 485 μ g.

Chez *Formica obscuripes* (Herbers 1979) ce sont au contraire les ouvrières *minor* qui récoltent la nourriture, les ouvrières *media* transportant le couvain alors que les *major*, comme nous l'avons vu plus haut, réparent le nid et transportent les individus morts. Mais Herbers fait remarquer que dans aucune des situations retenues il n'existe de monopole strict : on trouve toujours un pourcentage appréciable de *major* transportant du couvain et à l'inverse il y a toujours des *media* occupées à réparer le nid ou à transporter des proies. Ce système permet sans aucun doute à la société de n'être jamais prise au dépourvu et de répondre rapidement à tout changement de situation.

Ainsi dans tous les exemples cités, à l'existence d'un polymorphisme tranché correspond une répartition des travaux selon la caste. Le plus souvent à la spécialisation étroite d'une sous-caste (défense, broyage des graines...) se superpose la pauvreté des actes comportementaux.

Chez les espèces monomorphiques, c'est-à-dire chez les espèces où les ouvrières ont sensiblement la même taille, le polyéthisme sera dépendant cette fois de l'âge des individus. La transition entre les deux groupes peut être trouvée chez *Formica perpilosa*. Cette Fourmi est faiblement polymorphe. Brandão (1978) y distingue cependant des *minor*, des *media* et des *major* qui diffèrent par la largeur de la tête. 18 heures d'observations réparties sur 4 semaines ont permis de relever 2 809 actes comportementaux qui peuvent alimenter un catalogue de 38 actes différents. Ce sont les *media* qui présentent l'éventail comportemental le plus large avec 34 actes différents et elles partagent équitablement leurs occupations entre les quatre grandes catégories de tâches : les léchages, les soins du couvain, les échanges alimentaires et les travaux liés à l'approvisionnement et l'entretien du nid. Les ouvrières *minor* sont en priorité occupées aux travaux visant à entretenir ou agrandir le nid et elles sont des fourrageuses actives. Les *major* sont spécialisées dans la régurgitation de la nourriture aux congénères un peu à la manière d'une caste trophique. Elles ont d'ailleurs un abdomen assez volumineux capable de stocker l'aliment liquide. D'autre part elles n'ont jamais été vues occuper des fonctions défensives, des tâches d'entretien ou d'approvisionnement.

Ainsi chez *Formica perpilosa* dont le polymorphisme est faiblement marqué, la division du travail n'est pas en relation avec l'âge des individus comme nous allons le voir chez les autres *Formica* mais plutôt avec la taille.

On peut penser que cette espèce occupe une position intermédiaire entre les espèces monomorphiques caractérisées par un polyéthisme d'âge et les espèces à dimorphisme complet où les soldats ont un rôle dans la défense mais aussi dans l'alimentation en se transformant en réserve vivante.

II. POLYÉTHISME SELON L'ÂGE

1. LE CAS GÉNÉRAL

Depuis les travaux de Forel (1874) et de Lubbock (1894) on sait que dans les sociétés de Fourmis monomorphes les jeunes ouvrières ont plutôt tendance à rester dans le nid, alors que plus âgées elles s'aventurent à l'exté-

rieur. Il s'ensuit que les jeunes ouvrières s'occupent prioritairement de tout ce qui concerne l'entretien du couvain alors que les plus âgées s'affairent à la construction et à la récolte.

De nombreux auteurs ont confirmé cette répartition des tâches chez *Camponotus* (Buckingham 1911), *Myrmica* et *Lasius* (Heyde 1924), *Myrmecina* (Fresneau *et al.* 1982) ou encore *Formica* (Oekland 1930 ; Otto 1958 ; Higashi 1978). Prenons comme premier exemple *Formica polyctena* (Otto 1958). Pendant les 40 à 50 jours qui suivent l'émergence, les ouvrières nouvellement nées s'occupent de ce que Otto appelle l'« Innendienst », c'est-à-dire le *service intérieur* : soins au couvain, soins aux reines, soins aux ouvrières adultes, nettoyage des chambres du nid, transport des congénères morts, etc. Au bout de 40 à 50 jours, parfois plus, les ouvrières sortent du nid et se consacrent à l'« Aussendienst », le service extérieur : garde du nid, travaux de construction, approvisionnement (*fig. 58*).

Le polyéthisme d'âge des *Formica* a été vérifié chez d'autres espèces par Kill (1934) ou Oekland (1930) qui est le premier à avoir marqué les Fourmis pour les reconnaître. Billen (1981) a travaillé sur *F. sanguinea*. Il loge une

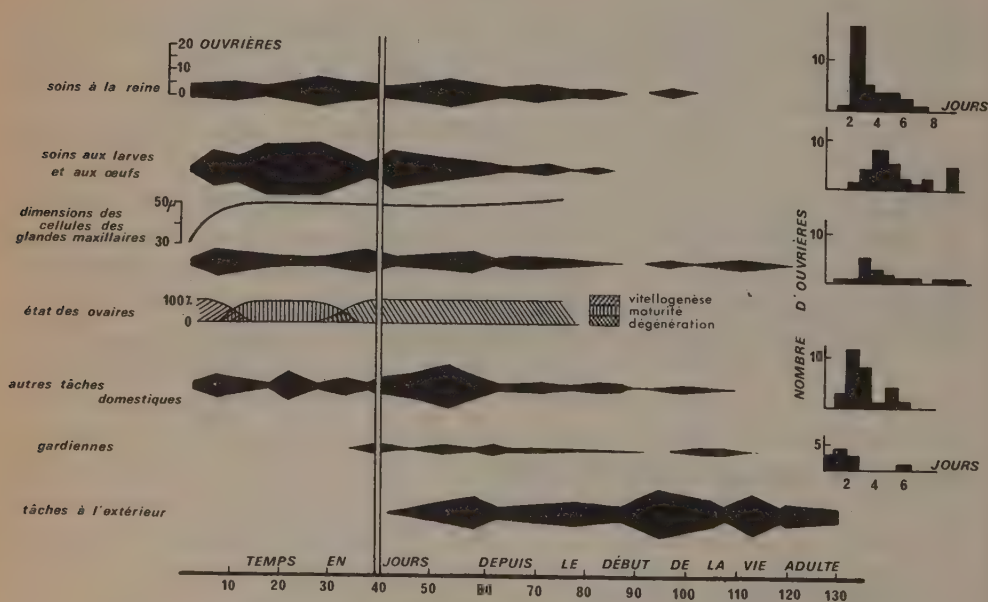


Fig. 58 : Division du travail chez les ouvrières de *Formica polyctena*. A gauche les changements d'occupations et l'état de diverses glandes en fonction de l'âge. A droite les histogrammes retracent le nombre de jours pendant lesquels une ouvrière persiste dans une tâche donnée. Le double trait vertical sépare les activités intérieures au nid et les activités de récolte (modifié d'après Sudd, 1967, sur les données d'Otto, 1958).

centaine d'ouvrières fraîchement écloses dans un nid artificiel formé de chambres successives dont la température s'étage de 7° à 27°. De manière spontanée, les ouvrières pendant les trente premières semaines resteront dans les chambres froides. Ce n'est qu'à l'âge de 7,5 mois qu'elles passent dans les chambres chaudes, deviennent actives et fourragent à l'extérieur.

Une autre Fourmi très monomorphe, *Tetramorium caespitum* présente également une division du travail selon un service intérieur et un service extérieur basée sur l'âge. Mais alors que Otto, chez *F. polyctena*, signale qu'à l'intérieur de ces deux types d'activités une spécialisation plus fine semble possible (par exemple certaines ouvrières construisent alors que d'autres approvisionnent), chez *T. caespitum* la banalisation des tâches semble la règle (Dobrzański et Dobrzańska 1975).

2. LES CASTES TEMPORELLES

La conception traditionnelle du polymorphisme repose sur l'existence de castes physiques définies par des particularités morphologiques. Mais on peut aussi définir la caste comme étant une partie de la société spécialisée dans l'exécution d'une tâche particulière pendant un laps de temps prolongé (Wilson 1976 b, 1980 a, b). Les castes sont alors des groupes d'individus d'une taille particulière (caste physique) ou d'un âge particulier (caste temporelle) ou une combinaison des deux.

C'est ainsi que Wilson (1976 b) distingue quatre castes parmi les ouvrières de *Pheidole dentata* : une caste physique constituée par les soldats qui ont pour mission la défense de la société et trois castes temporelles constituées par les ouvrières. Ces ouvrières sont distinguées à la fois par leur âge et leurs occupations. Pour les définir Wilson a noté 1 406 actes appartenant à un catalogue de 28 comportements différents. En se basant sur les différences de couleur il définit six classes d'âge.

Caste temporelle 1 : ouvrières des classes d'âge II et III, âgées de moins de 9 jours ; elles soignent la reine, les œufs, les petites larves, assistent les adultes lors de leur éclosion.

Caste temporelle 2 : ouvrières des classes d'âge IV et V, âgées de 7 à 16 jours ; elles nourrissent, lèchent et transportent les grosses larves et les nymphes.

Caste temporelle 3 : ouvrières de la classe d'âge VI, âgées de plus de 18 jours ; leurs activités s'exercent à l'extérieur du nid : approvisionnement, terrassement, surveillance de l'entrée du nid et recherche des sources de nourriture.

3. QUELQUES COMPORTEMENTS PARTICULIERS LIÉS À L'ÂGE

a) Le comportement alimentaire

Il a été étudié par Lenoir (1979) dans des petites sociétés de *Tapinoma erraticum* formées d'une reine, de 25 ouvrières et de couvain comportant des œufs et des larves de tous les stades. Les ouvrières se partagent entre jeunes ouvrières âgées de moins de 15 jours et vieilles ouvrières âgées de plus de 30 jours. Toutes sont marquées à l'aide d'un minuscule dossard en nickel collé sur l'abdomen et dont le numéro est parfaitement visible à la loupe binoculaire. Ainsi tous les actes de chaque Fourmi concernant le comportement alimentaire - prise de nourriture à la source, offre de nourriture régurgitée aux congénères, à la reine, aux larves... - peuvent-ils être répertoriés pendant l'heure qui suit l'introduction de nourriture dans le nid. On peut alors établir le sociogramme du comportement alimentaire pour une date déterminée, tel celui de la *figure 59*. Les ouvrières peuvent être alors rangées en trois catégories :

- *Les pourvoyeuses permanentes* : 80 % au moins de leurs actes alimentaires consistent à offrir de la nourriture aux autres ouvrières après être allé la récolter. Elles sont donc principalement donneuses et passent en moyenne cinq fois plus de temps à offrir qu'à recevoir la nourriture. Elles ne s'occupent jamais du couvain. Leur nombre est limité, environ 10 à 15 % de la population totale, soit trois pourvoyeuses permanentes pour le nid considéré ;

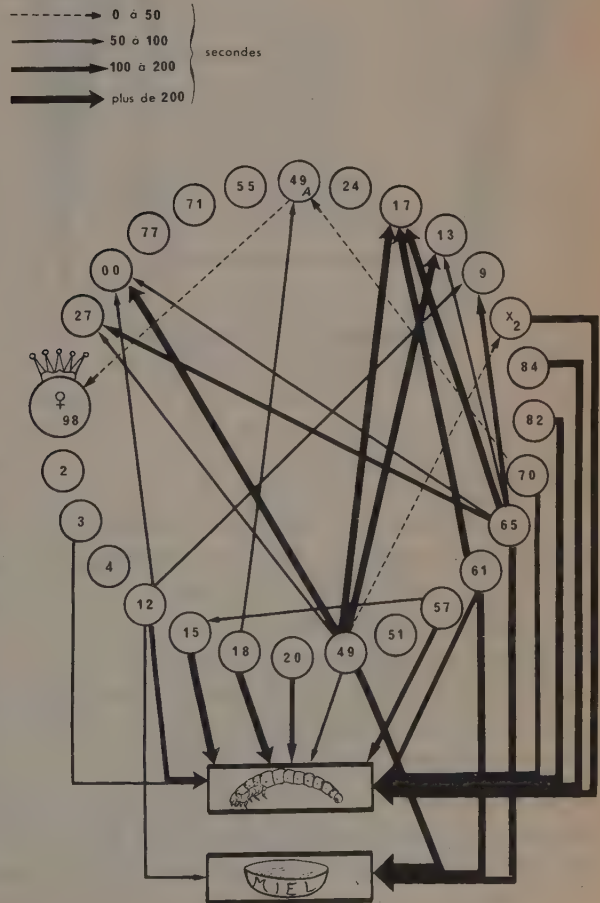
- *Les pourvoyeuses intermittentes* : 20 à 80 % de leurs activités alimentaires sont consacrées à offrir de la nourriture. Elles sont donc de façon simultanée pourvoyeuses et nourrices. Elles représentent environ la moitié des ouvrières. Les pourvoyeuses intermittentes sont une sorte de réserve mobilisable selon les besoins, soit pour travailler à l'extérieur du nid, soit pour soigner les larves ;

- *Les nourrices* : leur principale occupation est de nourrir les larves ou d'autres ouvrières après avoir reçu la nourriture des pourvoyeuses. Elles stationnent donc toujours à l'intérieur du nid, tout près de la reine et du couvain, léchant les œufs et les larves.

Lenoir (1979) a pu montrer que la division du travail est dépendante de l'âge. Après la mue imaginale la jeune ouvrière est seulement receveuse. Très vite elle devient capable de nourrir les larves. Elle accède alors au statut de nourrice et se tient près du couvain. Déjà au bout de 4-5 jours elle est capable de sortir du nid et devient une pourvoyeuse intermittente au bout d'une semaine. Quant aux ouvrières âgées de plus de 25 jours ce sont surtout des

pourvoyeuses. Ainsi dans un groupe de 18 Fourmis âgées, 5 (27,8 %) sont pourvoyeuses permanentes, 12 (66,7 %) sont pourvoyeuses intermittentes et une seule (5,5 %) est nourrice.

La succession des tâches ayant trait à l'alimentation de la société a été aussi étudiée par Dejean (1982) chez une Dacétine africaine *Smithistruma truncatidens* (fig. 60). Après l'éclosion les jeunes Fourmis restent très longtemps inactives. Ce n'est qu'au bout de 19 jours que certaines deviendront *nourrices* et s'occuperont du couvain. Les autres deviennent des *réservistes* de 1^{er} âge. En vieillissant, des nourrices peuvent devenir *gardiennes* ; cette dernière catégorie peut être aussi directement pourvue à partir des réservistes âgées de 20 à 50 jours environ. Les *chasseresses* pour leur part sont toutes de



vieilles gardiennes. Les réservistes de 2^e âge, âgées de plus de 50 jours sont inactives dans les conditions normales de l'élevage. Nous verrons plus loin leurs possibilités. Enfin il existe une dernière catégorie, celle des *retraitées* qui sont des individus vieillissants des autres catégories, totalement inactifs, ne cherchant même plus à s'alimenter, dans l'attente de la mort. Dans une société adulte, les nourrices constituent 15 à 20 % de l'effectif, les gardiennes 10 à 15 %, les pourvoyeuses 7 à 14 % et l'ensemble des inactifs 50 à 65 %.

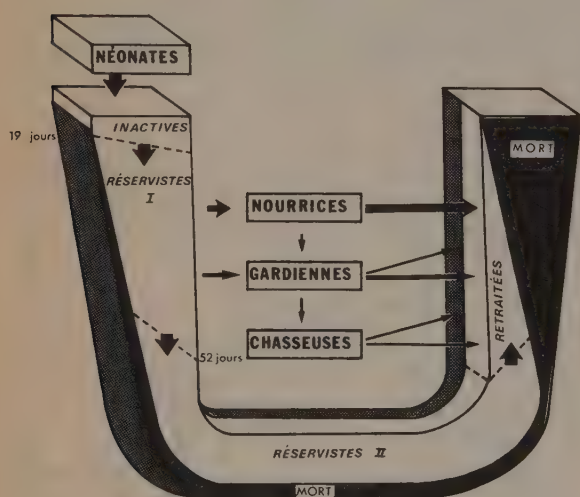


Fig. 60 : Le polyéthisme chez *Smithistruma truncatidens*. Le diagramme représente la succession des tâches depuis la naissance. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au nombre d'individus changeant d'activité (modifié d'après Dejean, 1982).

b) La composition des colonnes de récolte

Le polyéthisme d'âge règle la composition des colonnes de récolte de la Fourmi rousse des bois *Formica polyctena*. Grâce à des marquages à la peinture, Rosengren (1977 a) différencie les ouvrières sorties les premières du nid, donc les ouvrières qui fourragent en tête de colonne, des ouvrières de fin de colonne et il les soumet à divers tests.

Les ouvrières de tête présentent une fidélité plus grande à une piste donnée (83 % contre 67 %). On trouve parmi elles 27 % de « vétérans » c'est-à-dire de Fourmis marquées l'été précédent contre 10 % en queue de colonne. La partie distale de la colonne contient une plus haute proportion de Fourmis présentant une réaction positive à la lumière alors que dans la partie proximale de la colonne les ouvrières fuient la lumière. Enfin, les Fourmis de tête présentent un taux de mortalité plus élevé que celles de queue.

Ces résultats ne s'expliquent que si l'on admet que les ouvrières de la partie distale de la colonne sont plus âgées que celles de la partie proximale. Les premières sont plus « motivées », plus expérimentées et jouent le rôle de pionniers entraînant leurs sœurs plus jeunes.

c) Comportement de transport mutuel

Le transport mutuel est une des plus remarquables activités sociales des colonies de Fourmis. Non seulement le couvain mais aussi les adultes des trois castes sont ainsi charriés d'un endroit à l'autre. Le plus souvent le transport mutuel est utilisé lors des déménagements rendus nécessaires par l'exiguïté d'un nid ou la dégradation de son micro-climat.

C'est chez les Formicinae que ce comportement est le plus stéréotypé. Les descriptions qu'en ont fait Zahn (1958), Kneitz (1964), Wehner et Lutz (1969), Möglich et Hölldobler (1974) sont très semblables. Voici par exemple comment ce transport particulier se réalise chez *Formica sanguinea* (fig. 61). La recruteuse exécute devant la recrutée une série de flexions rapides pendant 2-3 secondes puis la saisit par les mandibules et la tire en arrière sur quelques centimètres. La recruteuse se retourne alors de 180° sans lâcher sa prise et soulève la recrutée. La recrutée répond en repliant ses appendices et son abdomen, prenant une « position nymphale » très caractéristique qu'elle gardera durant tout le transport.

Möglich et Hölldobler (1974) ont étudié ce comportement individuel chez *Formica sanguinea* en provoquant 20 changements de nid sur une période de deux mois. Toutes les Fourmis sont marquées avec des taches de couleur ce qui permet de mesurer :

- combien de fois une Fourmi donnée est transporteuse au cours d'un même cycle et au cours des 20 cycles ;
- combien de fois une Fourmi donnée est transportée au cours d'un même cycle et au cours des 20 cycles.

Le sociogramme construit à partir de ces mesures indique clairement qu'il existe une division du travail. Seuls quelques individus sont spécialisés dans le transport de leurs congénères : 11 % des individus assurent 80 % de l'ensemble des transports. L'ouvrière « champion » a transporté au total 155 Fourmis dont 31 au cours d'un même déménagement. Cela n'empêche pas les transporteuses d'être parfois transportées, en particulier au début d'un déménagement. Dans le nid étudié par exemple, dans sept cas au moins, une Fourmi recrutée et transportée vers le nouveau nid refait le chemin en sens inverse et devient alors à son tour transporteuse.



Fig. 61 : Transport des ouvrières de *Formica sanguinea* lors d'un déménagement. La recruteuse (en noir) exécute une série de flexions rapides (1), saisit la recrutée (en blanc) par les mandibules et la tire en arrière (2) ; elle se tourne alors de 180° (3 et 4) puis se met en route (5) ; la recrutée prend la « position nymphale » (d'après Möglich et Hölldobler, 1974).

Dans la suite de ce chapitre nous verrons que la plasticité des comportements, l'adaptation aux circonstances, sont souvent la règle. A cet égard, *F. sanguinea* semble plutôt handicapée : elle est incapable de pallier la disparition des transporteuses. Lorsque Möglich et Hölldobler les éloignent, la société met beaucoup plus de temps pour déménager. Si l'on enlève encore ce deuxième jeu de transporteuses, la société semble avoir épuisé toute possibilité de régulation et elle est incapable d'accéder à un nouveau nid même si le premier devient très inconfortable.

Cette spécialisation semble liée non à la taille mais à la localisation des Fourmis. Ce sont les Fourmis du service extérieur - donc les plus âgées - qui sont transporteuses.

4. LE CAS DES FOURMIS PRIMITIVES

La répartition des tâches à l'intérieur d'une société n'est pas caractéristique des seules sociétés appartenant à des sous-familles évoluées telles les Myrmicinae et les Formicinae. Elle existe aussi au sein de la sous-famille des Ponerinae considérée comme primitive. Bonavita et Poveda (1970) ont montré chez *Mesoponera caffraria* de Côte d'Ivoire l'existence d'ouvrières spécialisées dans la capture des proies. Ces Fourmis stationnent soit sur le terrain de chasse soit dans les loges du nid situées près de l'entrée. Ce sont elles qui capturent les proies, les tuent d'un coup d'aiguillon et les ramènent au nid. Grâce à leur marquage par des ceintures métalliques colorées passées autour du pétiole les auteurs ont établi leur spécialisation fonctionnelle. Il s'agit vraisemblablement d'un polyéthisme d'âge, leur taille étant identique à celle des Fourmis nourrices qui restent au nid et il paraît probable qu'elles sont plus âgées.

La division du travail est très souple et permet de pallier la pénurie momentanée d'une catégorie d'ouvrières. C'est ainsi que la disparition accidentelle de toutes les chasseresses est suivie trois jours plus tard de l'apparition progressive de nouvelles pourvoyeuses issues du stock des nourrices. Il existe donc une régulation sociale qui rétablit dans de brefs délais la société d'origine.

La société de *Neoponera apicalis* étudiée par Fresneau et Dupuy (1982) a été capturée dans les forêts humides du Mexique. Elle comprend deux reines fécondes, 10 reines vierges ailées, 20 ouvrières et 4 ouvrières nées pendant l'expérience. Chaque individu est marqué avec un dossard collé sur le thorax. A chacune des quatre observations quotidiennes et ceci pendant 21 jours, chaque Fourmi est repérée et son activité notée. La division du travail comporte à la fois des traits qui rapprochent cette Ponerine des sous-familles évoluées et des traits plus primitifs.

Comme pour les Fourmis évoluées il existe un polyéthisme d'âge. Fresneau et Dupuy en combinant douze activités définissent trois profils principaux plus deux profils intermédiaires :

- Les soigneuses dont les activités principales sont les soins aux œufs, l'inactivité dans le nid, l'exploration du nid ;
- les intermédiaires 1 soignent les œufs, mais consacrent beaucoup de temps à ne rien faire (*sic*) ;
- Les domestiques se consacrent surtout à l'exploration dans le nid, à l'alimentation dans le nid et au transport des objets dans le nid ;
- Les intermédiaires 2 sont en majorité inactives mais sortent et explorent les alentours ;

- Les pourvoyeuses sont souvent à l'extérieur du nid, explorent les environs et ramènent les proies.

La mesure des Fourmis révèle que les activités sont indépendantes de la taille. Par contre plusieurs indices conduisent les auteurs à rendre l'âge responsable de la répartition des tâches. Les ouvrières nées dans le nid se consacrent toutes à des tâches à l'intérieur du nid alors que les ouvrières mortes pendant la durée de l'observation, donc vraisemblablement âgées, ne se sont jamais occupé du couvain. On retrouve donc l'évolution classique : les individus les plus jeunes s'occupent du couvain, les plus vieux sortent du nid et ramènent la nourriture.

Ectatomma tuberculatum est une Ponerinae néotropicale considérée comme pouvant être à l'origine des Myrmicinae. Fresneau *et al.* (1982) ont analysé les tâches de tous les individus d'une société capturée au Mexique :

- 16 ouvrières dont 15 âgées de moins d'un mois sont chargées des soins aux œufs ;
- 29 ouvrières dont 23 jeunes sont chargées des soins aux larves ;
- 29 ouvrières de tous âges dont 11 jeunes s'occupent des cocons ;
- 52 ouvrières dont seulement 3 jeunes ont des activités à l'extérieur du nid.

Ici encore le service intérieur est confié aux jeunes et le service extérieur aux ouvrières plus âgées avec toutefois quelques exceptions. Toujours sur *Ectatomma tuberculatum*, Champalbert et Jaisson (1982) ont étudié l'ontogenèse de la mise en place des activités sociales. Ce n'est qu'au bout d'une dizaine de jours après la naissance que la jeune ouvrière se stabilise dans une activité sociale déterminée : soins aux œufs, aux larves, etc. Si l'on isole l'ouvrière dès sa naissance et qu'on l'introduise dans sa société le 10^e jour elle est parfaitement acceptée par ses sœurs mais son comportement est perturbé : elle n'a pas le statut social d'une ouvrière âgée de 10 jours mais celui d'une ouvrière venant de naître. En quelque sorte l'ouvrière ainsi manipulée subit une deuxième naissance. De plus toute sa vie elle restera moins active que ses sœurs, ce qui suggère la possibilité d'une période sensible dans le développement des comportements sociaux.

L'étude du polyéthisme au sein des sous-familles primitives permet aussi d'évoquer un autre problème : ces Fourmis sont réputées présenter un polymorphisme assez faible entre reines et ouvrières. Cela implique-t-il des tâches différenciées entre les deux castes ? Fresneau *et al.* (1982) ont répondu à cette question en comparant les activités des reines de trois espèces présentant des degrés variés de polymorphisme :

- *Neoponera apicalis* : il s'agit d'une Ponérine polygyne où il est difficile de séparer reines et ouvrières. Les reines fécondées participent un peu

aux soins au couvain, sortent du nid et peuvent même ramener des proies. Les reines vierges sortent encore plus souvent du nid et ont un statut de pourvoyeuses ;

- *Ectatomma tuberculatum* : cette Ponérine présente des différences marquées entre reines et ouvrières. La reine est ici totalement inactive en dehors bien sûr du comportement de ponte ;

- *Myrmecina graminicola* : il s'agit d'une Myrmicine marquée par un très faible polymorphisme entre les ouvrières et les reines. Ces dernières s'occupent activement des œufs.

Ainsi les activités différenciées des deux castes femelles sont liées à l'existence d'une importante différence morphologique entre les castes.

La position taxonomique d'une Fourmi comme le font remarquer Fresneau *et al.* (1982) n'est donc pas le meilleur critère pour apprécier le degré d'évolution sociale. Des espèces réputées primitives comme *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) montrent plus de différences d'ordre morphologique ou comportemental entre les reines et les ouvrières que des espèces appartenant aux Myrmicinae comme *Myrmecina graminicola*. Il semble qu'à une séparation polymorphique entre reines et ouvrières corresponde une séparation polyéthique des castes.

III. ACTION COMBINÉE DE L'ÂGE ET DE LA MORPHOLOGIE

Après avoir défini certains profils comportementaux selon la taille des individus, divers auteurs, reprenant chacune de ces castes physiques, montrent qu'à l'intérieur de chacune d'elles on peut retrouver l'influence de l'âge.

Nous choisirons quatre exemples mettant en jeu des espèces à polymorphisme varié.

1. ESPÈCES MONOMORPHIQUES

Myrmica rubra est une espèce monomorphique : l'histogramme de la taille des ouvrières permet d'observer une distribution régulière en cloche. Selon le temps consacré aux soins du couvain, Brian (1974) classe les ouvrières appartenant à des petites sociétés en trois groupes différents.

- Les nourrices : le rapport temps consacré au couvain / temps passé hors du couvain est supérieur ou égal à 2 ;

- les intermédiaires : la valeur du rapport précédent varie de 0,5 à 2 ;

- les pourvoyeuses : la valeur du rapport est inférieure ou égale à 0,5.

Les causes de ce polyéthisme sont doubles :

- elles sont liées à la taille : les nourrices sont essentiellement de petites ouvrières alors que les pourvoyeuses sont grandes ;

- elles sont liées à l'âge : ce sont les ouvrières les plus pâles - donc les plus jeunes - qui sont nourrices ; celles qui ont une coloration plus sombre sont des intermédiaires ou des pourvoyeuses. La plasticité des ouvrières est importante : Weir (1958 a, b) fait remarquer que si l'on élimine les pourvoyeuses sombres, des ouvrières qu'il qualifie de « domestiques » et qui stationnent non pas sur le couvain mais à proximité les remplacent aussitôt. Brian pense que les domestiques sont équivalentes à ses intermédiaires et qu'elles constituent une réserve prompte à produire des pourvoyeuses en cas de besoin.

Chez *Smithistruma truncatidens* (Dejean 1982) dont nous avons énuméré plus haut les sous-castes temporelles, les pourvoyeuses qui sont des ouvrières âgées ayant d'abord été nourrices puis gardiennes sont aussi des individus légèrement plus grands que leurs congénères des autres sous-castes.

2. ESPÈCES POLYMORPHIQUES

Les ouvrières de *Solenopsis invicta* (Mirenda et Vinson 1981) sont marquées à l'aide de ceintures en fils fins de couleur. En combinant les emplacements fréquentés par les Fourmis (près du couvain, sur l'aire de récolte) et les comportements (soigner le couvain, soigner la reine, se toiletter) les auteurs définissent deux groupes d'activité : activités liées aux soins au couvain et activités liées à la récolte. Ils parviennent à définir les groupes fonctionnels suivants :

- Les nourrices qui soignent le couvain. Elles représentent seulement 10 à 20 % des ouvrières ; ce sont des ouvrières *minor* à maturité plus quelques ouvrières *media*. Elles consacrent à ces activités plus de la première moitié de leur vie sans jamais récolter de la nourriture. Elles pourront cependant devenir des fourrageuses dans la dernière partie de leur cycle. Ces nourrices sont aidées dans leurs fonctions par une sous-caste « temporelle » : ce sont les très nombreuses ouvrières *minor* et *media* nouvellement écloses ;

- Les fourrageuses représentent 20 à 60 % du total. Ce sont les ouvrières les plus âgées de toutes tailles. Ce sont les premières à trouver, à recruter

ou à être recrutées pour la récolte et elles ne participent pas aux soins du couvain. On distingue parmi elles deux sous-castes : les plus grandes sont spécialisées dans la chasse aux grandes proies, les plus petites dans la récolte des aliments liquides. Il pourrait y avoir d'autres sous-castes spécialisées dans la récolte de nourritures particulières sur la base de l'expérience individuelle ;

- Les réservistes. C'est le groupe le plus important (30 à 60 %) difficile à classer car il constitue un intermédiaire comportemental entre nourrices et fourrageuses ; il comprend des Fourmis de tous âges et de toutes tailles. Elles sont disponibles pour accomplir des tâches à la demande, en fonction des besoins. La plupart des réservistes sont constituées par des ouvrières qui sont en train de changer d'activité, passant du stade de nourrice à celui de fourrageuse, mais pour certaines l'activité de réserviste serait une « carrière » en soi.

Parmi les réservistes on trouve beaucoup d'ouvrières *major* qui restent dans cet état jusqu'à 100 jours avant de fourrager. Ces *major* reçoivent de grandes quantités de liquides sucrés qui distendent leur abdomen et elles constituent ce que Glancey *et al.* (1973 b) ont appelé la caste des « repletes » (réservoirs). Le comportement des groupes fonctionnels, pour ce qui est de la récolte de la nourriture et de sa circulation, est largement dépendant de la nature de la provende (Sorensen *et al.* 1981). Lorsqu'on leur offre des aliments liquides tels que du miel ou de l'huile de soja, le nombre des fourrageuses dans l'aire de récolte est considérable puisqu'il atteint 26 % de la population en 10 minutes ; de grandes quantités de liquide sont absorbées mais bien peu parviennent aux ouvrières nourrices puis aux larves. C'est ainsi qu'au bout de 10 minutes 0,2 % seulement du miel récolté a atteint le couvain permettant de nourrir moins de 5 % des larves. A l'inverse, si l'on offre aux ouvrières des aliments solides, de la poudre d'œuf par exemple, les fourrageuses actives sur l'aire de récolte ne représentent que 8 % de la population. Mais elles suppléent le faible nombre par des aller-retour nombreux si bien qu'en 10 minutes ce sont 6 % du jaune d'œuf qui ont été recueillis. Les nourrices sont bien plus sollicitées que dans le cas précédent ce qui permet à 35 % des larves d'être alimentées. Les ouvrières sont ainsi capables de distinguer plusieurs types d'aliments et d'ajuster leur comportement.

3. ESPÈCES FORTEMENT POLYMORPHIQUES

L'observation d'un catalogue de 29 tâches accomplies par les ouvrières de la Fourmi champignoniste *Atta sexdens* combinée à des mesures de largeur de tête a permis à Wilson (1980 a, b) de définir quatre castes physiques :

- Les jardinières et les nourrices : ce sont les plus petites, leur tête ayant en moyenne 1 mm de large ; elles sont spécialisées dans les soins aux hyphes et au couvain ;

- Généralistes de l'intérieur du nid : leur tête a une largeur de 1,4 mm, elles effectuent des tâches variées à l'intérieur : dégradation des végétaux avant leur incorporation dans le jardin, construction de la meule à champignons, transport d'ouvrières, assistance à l'éclosion des jeunes ouvrières, soins à la reine...

- Fourrageuses et excavatrices : leur tête a une largeur de 2,2 mm, elles travaillent hors du nid : exploration, coupe de la végétation, transport des feuilles, creusement du nid ;

- Les gardiennes : recrutées parmi les plus grandes ouvrières elles assurent la défense du nid contre les intrus.

A ces castes physiques Wilson ajoute des castes temporelles basées sur l'âge : pour chacune des trois premières castes physiques il distingue les jeunes ouvrières et les vieilles dont les tâches diffèrent. Au total il y a donc sept castes ouvrières différentes.

Nous avons déjà envisagé le cas de *Cephalotes atratus* dans le paragraphe consacré au polyéthisme de caste. Corn (1980) a aussi montré que le comportement est différent selon l'âge. Cet auteur a analysé 6 642 actes pendant 50 heures d'observation. A leur naissance les jeunes ouvrières passent une grande partie de leur temps à ne rien faire ou à se faire lécher par les autres ouvrières. Après 24 heures leur répertoire comportemental augmente considérablement. Les jeunes ouvrières s'occupent alors principalement du couvain et accomplissent d'autres tâches à l'intérieur du nid. Les Fourmis plus âgées deviennent fourrageuses, transportent les débris ou les cadavres ; toutes ces activités les entraînent hors du nid.

IV. VARIATIONS INDIVIDUELLES

Dans les exemples développés jusqu'ici on a pu noter que les comportements n'étaient pas toujours étroitement liés à la caste ou à l'âge. Nous avons cité plusieurs cas de régulation, ou encore des situations où l'ensemble des Fourmis potentiellement concernées par leur âge ou leur physique n'accomplissent pas la tâche attendue. Cette *variabilité individuelle* a fait l'objet de travaux récents qui prennent quelque peu à contre-pied les tenants d'une organisation sociale rigide et contraignante. Nous allons étudier plusieurs cas au travers de quelques comportements.

1. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Nous avons vu plus haut grâce aux travaux de Lenoir (1979) que le polyéthisme de la Fourmi monomorphe *Tapinoma erraticum* est avant tout déterminé par l'âge des individus. Pourtant des ajustements sont toujours possibles, liés à la variabilité individuelle ou à la pression sociale. Par exemple de deux ouvrières nées le 4 juillet, l'une devient pourvoyeuse intermittente le 18 juillet alors que l'autre attendra le 27. La régulation sociale est toujours très importante même dans les très petites sociétés comme celles étudiées par Lenoir. Quand par exemple le ratio jeunes ouvrières / vieilles ouvrières devient supérieur à 1, quelques jeunes ouvrières quittent le nid et deviennent des pourvoyeuses intermittentes. Mais la plasticité est tellement grande que ce comportement est parfaitement réversible : au bout de quelques jours, parfois même d'un seul, ces jeunes ouvrières retournent au nid et redeviennent des nourrices attentionnées.

Le même auteur (Lenoir 1979) a entrepris une étude très complète du comportement alimentaire d'une Fourmi en s'efforçant d'aller au-delà du rôle de l'âge et de la taille. Il a choisi pour cela de jeunes sociétés de *Lasius niger*. Il peut ainsi marquer toutes les ouvrières et les suivre individuellement. En combinant l'utilisation de paramètres de situation, c'est-à-dire la position des ouvrières par rapport au couvain et de 34 paramètres d'activité il obtient des données qui, traitées par l'analyse des correspondances, se réduisent à un petit nombre de « composantes ». Il reconnaît ainsi dans les sociétés :

- Les pourvoyeuses : elles sont caractérisées par leur activité d'approvisionnement ; elles nourrissent les reines mais surtout les ouvrières nourrices ;
- Les Fourmis du service intérieur : dans les cas les plus simples, c'est-à-dire quand il y a peu d'ouvrières dans la société, elles se subdivisent en *receveuses* et en *nourrices*, ces dernières alimentant les larves à l'aide des régurgitations qu'elles reçoivent des pourvoyeuses. Elles s'occupent aussi à transporter le couvain à l'intérieur du nid et à le lécher. Lorsque la société est plus importante des *soigneuses* peuvent apparaître : il s'agit d'ouvrières qui lèchent et transportent le couvain mais sans le nourrir. On note aussi la présence d'individus inactifs.

a) Facteurs influençant le polyéthisme

La taille des individus

Bien que *Lasius niger* soit une espèce monomorphe on peut distinguer des individus grands et petits. Lenoir observe que la taille est un facteur

important du polyéthisme puisque 90 % des pourvoyeuses sont de grande taille. La réciproque n'est pas vraie : près de la moitié des Fourmis de grande taille ne sont pas pourvoyeuses.

L'âge des individus

Pendant les premiers jours de leur vie les Fourmis sont essentiellement receveuses (75 %) ou parfois nourrices (20 %). Quant aux pourvoyeuses leur nombre croît régulièrement avec l'âge. Alors qu'il n'y a que 4,8 % de pourvoyeuses chez les ouvrières âgées de 1 à 4 jours, ce pourcentage passe à 25,3 % pour celles âgées de 5 à 9 jours puis à 40,9 % pour celles âgées de 20 à 29 jours pour se stabiliser au-dessus de 55 % pour celles âgées de plus de 40 jours. Si l'influence de l'âge paraît indéniable, on doit constater toutefois avec Lenoir que *près de la moitié* des ouvrières ne vont pas suivre l'évolution normale qui doit les conduire de la fonction de receveuse à celle de pourvoyeuse. Ceci pose le problème des régulations sociales et de l'influence des facteurs individuels dans le polyéthisme.

Régulation sociale

En scindant une colonie en groupes d'ouvrières de même statut social (pourvoyeuses, nourrices...) Lenoir a démontré l'importante plasticité des Fourmis, mais aussi sa limite. Tous les cas existent :

30 % des Fourmis ne changent pas d'activité quel que soit leur statut social de départ.

Les inactives se répartissent pour 67 % en pourvoyeuses et pour 27 % en receveuses. Ces inactives représentent donc plutôt un stock, une réserve d'ouvrières disponibles pour l'approvisionnement.

Les nourrices peuvent devenir pourvoyeuses et réciproquement. La régulation s'opère donc à la fois par la mobilisation des inactives et par la plasticité d'un petit nombre d'ouvrières spécialisées.

La régulation sociale est également possible au sein d'un groupe d'ouvrières nées le même jour et placées avec une reine et du couvain en l'absence d'ouvrières âgées. Dès les premiers jours des pourvoyeuses sortent du nid alors que de telles Fourmis ne vaquent normalement à l'extérieur que beaucoup plus tard.

Les recherches de Dejean (1982) sur le polyéthisme de *Smithistruma truncatidens* aboutissent à des conclusions semblables. L'élimination des nourrices ou des gardiennes est facilement palliée par la conversion des représentants de la sous-caste en excès ou par l'appel à des réservistes inactifs qui vont rapidement remplacer les formes manquantes. Par contre les chas-

seresses qui sont de vieilles ouvrières ne savent pas changer de fonction. Ces mêmes chasseresses ne sont elles-mêmes remplaçables que par des gardiennes. Ni les nourrices ni les réservistes ne sont capables d'assumer cette tâche.

Ainsi la régulation sociale est rendue possible grâce à une grande plasticité individuelle. Le comportement des ouvrières peut changer sous l'influence du contexte social. Toutefois les limites à une régulation complète existent. Chez les *Lasius* ce sont les pourvoyeuses qui ont des difficultés à élever les larves ; chez les *Smithistruma* les chasseresses semblent fixées dans leur fonction. La plasticité est donc d'autant plus opérante que la Fourmi est plus jeune.

Les possibilités de choix individuels aboutissent parfois à l'existence de « sous-fonctions » à l'intérieur d'une même fonction comme l'approvisionnement de la société. Agbogba (1981) distingue ainsi chez *Mesoponera caf-fraria* et *Aphaenogaster subterranea* deux sous-castes de récolteuses, les unes spécialisées dans la prédation, les autres dans la prise et le transport des matières sucrées. Ainsi pour la dernière espèce citée l'emploi de ceintures métalliques autorisant le marquage individuel permet d'établir que les approvisionneuses constituent environ 30 % des membres de la société ; 2/3 de ces approvisionneuses sont spécialisées dans la capture et le transport de proies (larves de grillons, drosophiles, etc.) ; ce sont des chasseresses ; le tiers restant se consacre à la récolte du miel et des matières sucrées. Ces catégories sont stables pendant au moins 10 semaines. Un tel partage en sous-castes chasseresses et récolteuses de miel a été aussi signalé dans les sociétés de *Formica rufa* (Kill 1934 ; Otto 1958) chez certains *Camponotus* (Kill 1934) ou encore chez *Tapinoma erraticum* (Lenoir 1979).

Chez un autre *Aphaenogaster*, *A. senilis*, la situation est encore plus complexe puisque Agbogba (1981) a mis en évidence non plus seulement deux catégories d'approvisionneuses (récolteuses de miel et chasseresses) mais en outre une troisième catégorie d'ouvrières qui pratique à la fois les deux fonctions. Ces catégories sont stables en l'absence d'événements majeurs mais évoluent par exemple si l'on retire la reine de la société.

Un autre exemple de choix individuel a été présenté par Rissing (1981, 1982) à propos de *Pogonomyrmex rugosus*. Il s'agit d'une Fourmi moissonneuse fréquente dans le désert du Néveda. 40 ouvrières sont marquées à la peinture et leur comportement de récolte à l'égard de trois graines du commerce est relevé ainsi que le comportement global de la société. Rissing note d'abord que la société dans son ensemble marque des préférences pour deux des graines et néglige quelque peu la troisième. Mais lorsqu'il s'attache aux comportements individuels il remarque une spécialisation très étroite des individus ; telle Fourmi « préfère » récolter des graines A, une autre des grai-

nes B, etc. Cette spécialisation peut se maintenir plusieurs jours mais elle peut aussi s'inverser brutalement toujours pour un même individu. Elle n'est liée ni à la taille des Fourmis ni à celle des graines. De fait ce comportement représente une adaptation individuelle encore que Rissing comme Agbogba n'ait pas envisagé une éventuelle influence de l'âge sur ces spécialisations.

Comme pour les *Pogonomyrmex* il n'a pas été possible à Whitford *et al.* (1981) de prévoir l'intensité des colonnes de récolte de divers *Pheidole* moissonneurs en fonction des seuls facteurs physiques et biologiques de l'environnement. Des paramètres tels que la température à la surface du sol, l'humidité de l'air et la disponibilité des graines (saison) n'expliquent que pour moitié l'intensité de l'activité de récolte. L'autre moitié est probablement attribuable à des caractéristiques intrinsèques des sociétés en cause. Des facteurs tels que le développement du couvain, l'état du stock de graines et la réussite des récolteuses affectent le niveau de l'activité.

Assez voisin du comportement des Fourmis moissonneuses est celui de divers *Formica* qui fréquentent des pucerons et obtiennent d'eux l'émission de gouttelettes de miellat très prisées. Ebbers et Barrow (1980) ont marqué individuellement des Fourmis occupées à solliciter des pucerons groupés en divers troupeaux sur des feuilles de saule ou des branches de peuplier. Une observation pendant 10 jours montre que 83 % des Fourmis marquées sont fidèles au troupeau d'origine. Cette fidélité à un troupeau donné procède d'une préférence individuelle comparable à celle qui préside au choix des graines des *Pogonomyrmex*.

Peut-être ces choix individuels sont-ils dus à une sorte d'apprentissage que les Fourmis pratiqueraient dans les premiers jours de leur vie. Jaisson (1980) et Garcia-Perez *et al.* (1981) ont pu ainsi habituer des ouvrières nouvellement nées de *Camponotus vagus* ou de *Formica polyctena* à fréquenter des touffes de thym, plante pour laquelle ces Fourmis ont plutôt de l'aversion.

2. COMPORTEMENT DE TRANSPORT

D'autres auteurs ont choisi d'étudier les comportements individuels en obligeant les Fourmis à changer de nid. Ils observent alors le transport du couvain. Ces tests sont faciles à provoquer en desséchant l'ancien nid, en l'éclairant violemment, en élevant sa température ou encore en augmentant la hauteur du plafond des loges ce qui prive les Fourmis de thigmotactisme. Si l'on met alors en relation un tel nid avec un second présentant des conditions inverses (humide, sombre, etc.) le déménagement intervient rapidement.

a) Le déménagement chez *Tapinoma erraticum*

Tapinoma erraticum, petite Fourmi noire fréquente en Europe et en Asie, recherche les biotopes ensoleillés et secs. Elle déménage facilement lorsque le micro-climat ne lui convient plus, emportant alors tout le couvain. Meudec (1977, 1978, 1979). Meudec et Lenoir (1982) ont mis à profit ce trait de comportement pour étudier les modalités du transport de nymphes lors de déménagements provoqués. Ils déterminent ainsi des ouvrières à forte activité de transport, à activité moyenne et à faible activité selon une division du travail bien marquée. L'activité individuelle se montre stable à travers une série d'expériences échelonnées dans le temps.

L'activité ne dépend pas de la taille des individus ; *Tapinoma erraticum* est une Fourmi monomorphe dont la longueur varie de 2 à 4 mm. La mesure d'ouvrières inactives et fortement actives ne révèle pas de différence entre les deux lots.

De même les ouvrières prélevées dans le milieu extérieur et dans l'intérieur du nid au voisinage du couvain accomplissent les mêmes performances quand leur activité de transport est testée, ce qui semble exclure un polyéthisme d'âge ; d'ailleurs dès le 1^{er} jour de leur vie imaginale les jeunes ouvrières transportent 83 % des nymphes à leur disposition et 100 % le 3^e jour.

Dans ces conditions Meudec s'est orientée vers l'étude de la variabilité individuelle affectant ce comportement. Elle a pu montrer que le niveau d'activité des transporteuses est très plastique et varie en fonction d'événements les affectant comme par exemple :

- La perception de congénères : lorsque l'on teste l'activité de transport d'un groupe d'ouvrières séparées d'un autre groupe d'ouvrières par une grille permettant le passage des odeurs on note qu'elle diminue par rapport aux témoins. Tout se passe comme si les ouvrières testées percevaient la présence à proximité de transporteuses potentielles, ce qui nécessiterait moins d'efforts de leur part. Si la grille est remplacée par une plaque de verre l'activité initiale se maintient.

- Quantité de couvain à transporter. Lorsque l'expérimentateur constitue des groupes comportant autant de nymphes à transporter que d'ouvrières, le pourcentage des transporteuses s'établit autour de 60 %. Si le nombre de charges s'accroît alors que celui des ouvrières reste stable, le pourcentage d'ouvrières transporteuses augmente en raison des charges puis se stabilise autour de 70 % (fig. 62). Il faut remarquer que jamais la population n'est mobilisée en entier mais que, passé un certain seuil (deux charges pour une ouvrière), le surcroît de travail n'est pas effectué grâce à un apport d'ouvrières transporteuses mais par un effort plus important de la population active.

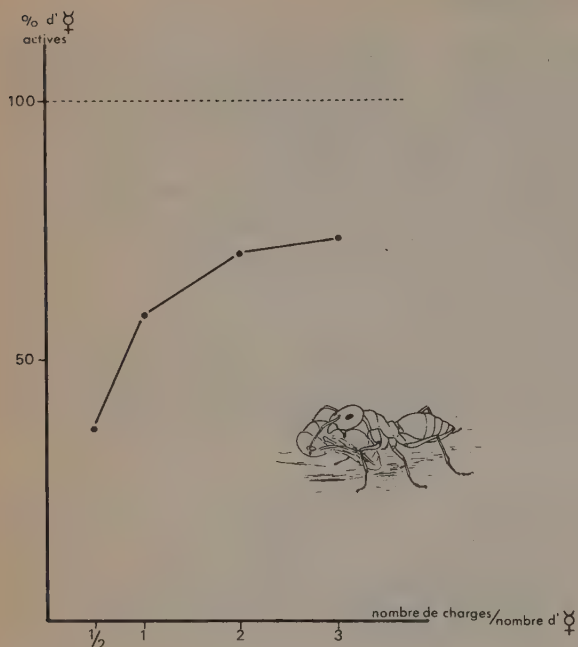


Fig. 62 : Plasticité du comportement de transport. Lorsque le nombre de charges augmente (nymphes à déménager), le nombre des ouvrières transporteuses de *Tapinoma erraticum* s'élève (modifié d'après Meudec, 1979).

- Niveau d'activité des congénères. Des ouvrières « bonnes transporteuses » ou au contraire « mauvaises transporteuses » sont isolées de leurs groupes respectifs et regroupées avec d'autres ouvrières présentant les mêmes caractéristiques de manière à former des groupes homogènes quant à l'activité de transport. On constate alors que les individus modifient leur réponse en fonction de la nouvelle situation. Ainsi parmi les individus inactifs regroupés, certains deviennent très actifs. A l'inverse, au sein des individus actifs regroupés, beaucoup deviennent inactifs dans le nouveau groupe. Ainsi, quel que soit le statut passé des individus formant le nouveau groupe, très vite se reconstitue une hiérarchie complète dans le niveau d'activité de telle sorte que le nouveau profil présente à son tour tous les niveaux d'activité.

Le statut des transporteurs s'ajuste donc en permanence aux besoins de la société grâce à un phénomène de régulation sociale.

b) Le déménagement chez *Myrmica rubra*

Cette fois l'activité provoquée de transport concerne à la fois le couvain et les adultes (Abraham 1979 ; Abraham et Pasteels 1980). On note alors les activités des diverses ouvrières qui effectuent des va-et-vient, se chargeant à chaque fois d'une larve ou d'un adulte. Ces activités de transport ne se font

pas au hasard : 71 % des ouvrières participent aux transports. Il y a donc une division du travail nette puisque pour un déménagement donné 27 ouvrières ont effectué 121 transports, 5 d'entre elles en effectuant à elles seules plus de la moitié. Cette Fourmi étant monomorphe, les seules différences perceptibles tiennent à l'âge des individus : on peut en effet distinguer cinq catégories d'âge croissant selon le degré de pigmentation de la cuticule. Or les Fourmis appartiennent pratiquement toutes aux catégories 3, 4 et 5 qui sont les plus âgées. Il y a donc en première approche un polyéthisme d'âge mais parmi les ouvrières âgées il existe de grandes différences d'activité qui ressortissent à la variabilité interindividuelle des ouvrières (idiosyncrasie). En effet, le classement des ouvrières au cours de déménagements successifs, s'il montre que ce sont toujours les mêmes ouvrières qui sont porteuses, montre aussi que l'intensité de l'activité de transport varie fortement d'une expérience à l'autre sans que ceci réponde à une règle simple. En fait, c'est le degré de motivation de la Fourmi qui détermine sa performance. On peut d'ailleurs motiver artificiellement les ouvrières inactives, par exemple les plus jeunes. Il suffit de les isoler avec du couvain ; en l'absence d'ouvrières plus âgées, ces jeunes ouvrières deviennent à leur tour des transporteuses ; grâce à ce phénomène de régulation sociale la société peut réagir pour assurer sa survie. Même les reines qui habituellement sont totalement passives s'emparent de leurs larves quand elles sont privées de leurs ouvrières.

c) Activité de transport chez *Lasius niger*

Verron a mesuré l'activité locomotrice de groupes de 15 ouvrières marquées, placées dans une enceinte circulaire (1974 a, b 1980). Il mesure aussi l'activité de transport d'ouvrières de la même espèce qui ont à leur disposition des grains de sable (1977, 1980). Tous les intermédiaires, de l'individu totalement inactif à l'individu hyperactif, se rencontrent. Il ne semble pas que l'âge des Fourmis soit en cause. L'apprentissage ne peut être invoqué non plus puisque des cocons élevés les uns par des ouvrières actives, les autres par des ouvrières inactives donnent naissance à des ouvrières des deux catégories. Il semble donc que la division du travail soit due ici encore à l'existence de variations individuelles.

3. COMPORTEMENT NÉCROPHORIQUE

L'existence chez de nombreuses espèces de « cimetières » où les ouvrières transportent leurs congénères morts est à l'origine de légendes sur les rites

funéraires et le culte des morts chez les Fourmis. Pline ne disait-il pas que la Fourmi morte était introduite dans un cercueil avant d'être transportée au cimetière ? A la fin du XIX^e siècle encore, Hatton (in André 1885) écrit que les ouvrières qui ont refusé de porter un cadavre au cimetière sont jugées et exécutées sur place !

En fait, Wilson *et al.* (1958), Haskins et Haskins (1974), Blum (1970) ont montré que le comportement nécrophorique était déclenché par l'émission de substances, comme l'acide oléique, par les cadavres.

Ataya (1980) a étudié le comportement nécrophorique chez *Lasius niger* en le reliant à la division du travail. Il a montré que pour un test donné très peu d'ouvrières (3,6 à 6 %) transportent les cadavres, mais qu'en répétant l'expérience 37 % des individus seront transporteurs au moins une fois. Ces individus font toujours partie du service extérieur et il est donc vraisemblable que l'on a affaire aux plus âgés.

Ce comportement n'est pas figé puisque si l'on retire toutes les transporteuses d'un nid, des ouvrières jusqu'alors non transporteuses deviennent sensibles au stimulus déclencheur (cadavre) et remplacent les absentes. A l'inverse si l'on constitue un groupe formé uniquement de transporteuses, plusieurs resteront désormais au repos.

Les possibilités d'adaptation telles que nous venons de les passer en revue affectent surtout les espèces monomorphes. Elles se rencontrent aussi au sein des espèces polymorphes : lorsque Verron (1981) crée une situation expérimentale obligeant les ouvrières de *Camponotus vagus* à transporter des cocons il note que ces tâches sont exécutées à la fois par les grandes et par les petites ouvrières. Mais certains individus de ces deux catégories se révèlent d'excellents transporteurs alors que d'autres refusent d'exécuter cette tâche : les caractéristiques des individus sont indépendantes de l'aspect anatomique des animaux.

En conclusion, on a vu au travers de ce paragraphe combien la société est capable de faire face à une situation nouvelle en produisant des réponses adaptées. Ces phénomènes de régulations sociales ne sont rendus possibles que parce qu'il existe soit des individus généralistes faiblement spécialisés ou non spécialisés capables de se porter au-devant d'une tâche urgente, soit parce que des individus spécialisés conservent assez de plasticité pour changer de tâche. Cette variabilité individuelle ou idiosyncrasie montre que tous les individus de la fourmilière ont une histoire marquée par le milieu social et qui n'est pas identique à celle des individus voisins (Lenoir 1979). On voit ainsi combien on s'éloigne de l'aspect purement mécanique ou instinctif des sociétés d'Insectes tel qu'il a été longtemps admis.

V. LA CASTE ET LES DIFFÉRENCES PHYSIOLOGIQUES

Nous avons déjà dit que les différences entre ouvrières et reines sont essentiellement marquées au niveau de l'appareil reproducteur. Mais il en existe d'autres concernant par exemple le corps gras qui, chez les Insectes, joue le rôle d'organe de réserve et intervient de façon prépondérante dans le métabolisme intermédiaire. Le corps gras des ouvrières de *Formica polyctena* (Jeantet 1973, 1981), plus ou moins abondant selon leur tâche, renferme exclusivement des réserves énergétiques : glycogène et lipides ; celui des reines, possède en outre des inclusions lysosomales d'origine nymphale ou élaborées lors de la mue imaginale.

Les glandes salivaires qui débouchent dans la région des pièces buccales offrent également des variations selon la caste. Ainsi chez *Solenopsis invicta* (Phillips et Vinson 1980 ; Vinson *et al.* 1980) les glandes postpharyngiennes atteignent leur développement maximal chez les reines. Elles recouvrent complètement le cerveau, les nerfs optiques et s'étendent vers l'avant en direction des glandes maxillaires et mandibulaires. Ce sont ensuite les ouvrières *major* qui sont le mieux pourvues, suivies des autres sous-castes. Chez les ouvrières minimales elles laissent à découvert la plus grande partie de la masse cérébrale ainsi que les nerfs optiques. Le contenu de ces glandes - divers lipides - est particulièrement abondant chez les reines fondatrices ce qui suggère son utilisation dans l'élevage du premier couvain. A l'inverse, les autres glandes salivaires - glandes maxillaires, glandes mandibulaires et glandes labiales - sont, relativement à la taille du corps, plus développées chez les minimales et les *minor* que chez les *major* et les reines.

Mais plus intéressantes sont les différences relevées entre ouvrières selon la sous-caste ou l'âge, donc selon les tâches effectuées.

1. PHYSIOLOGIE OVARIENNE

Otto (1958) a montré que les ouvrières de *Formica polyctena* du service intérieur, c'est-à-dire les ouvrières les plus jeunes occupées à des tâches de nourrices, ont des ovaires qui contiennent des œufs. Plus tard, quand les ouvrières passent au service extérieur on note une résorption progressive qui aboutit à une stérilité totale.

Kneitz (1969) a repris les travaux d'Otto en les amplifiant. Pendant trois ans et demi il a récolté 306 échantillons d'ouvrières à diverses époques de l'année et à divers endroits des gros nids en dôme de cette Fourmi. Grâce à la

dissection de l'appareil reproducteur il établit une échelle de maturité des ovarioles : phase juvénile, phase de développement et phase de dégénérescence ; seuls les ovarioles en phase de développement produisent des œufs. Les résultats sont les suivants (fig. 63) :

- les Fourmis capturées à l'extérieur de la colonie, c'est-à-dire les ouvrières pourvoyeuses présentent un minimum d'ovarioles développés ; elles ne pondent pas ;
- les Fourmis capturées sur la coupole du nid présentent des résultats à peine supérieurs aux précédents ;
- les Fourmis capturées au centre du nid et dans les profondeurs du nid, c'est-à-dire les ouvrières nourrices présentent au contraire un maximum

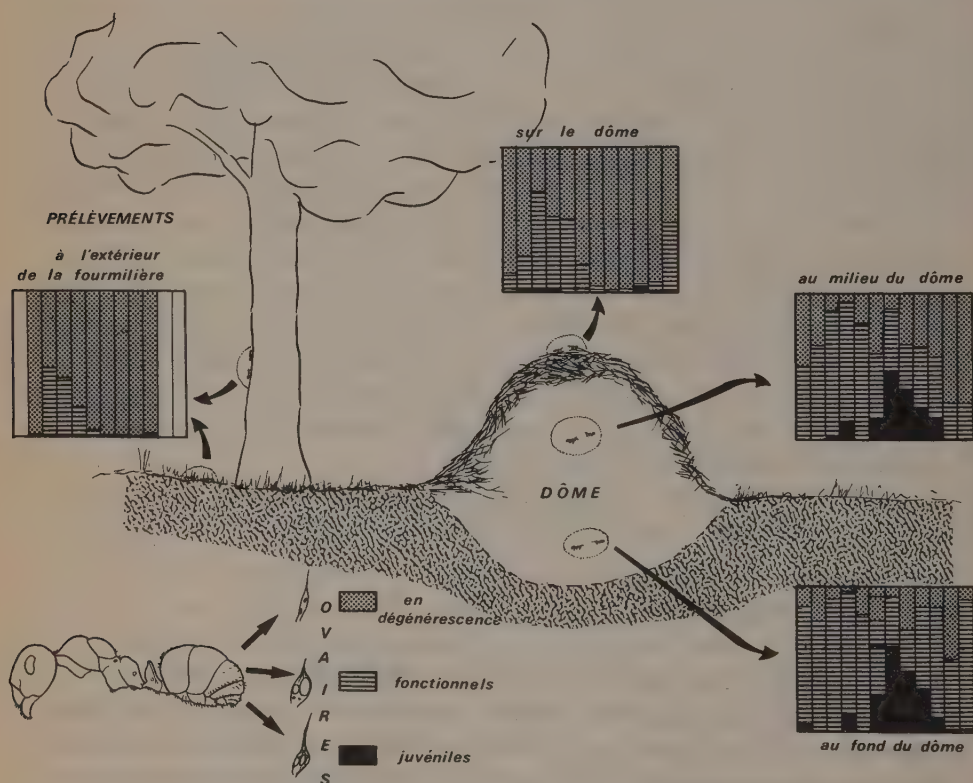


Fig. 63 : L'activité ovarienne des ouvrières de *Formica polyctena* en fonction de leur comportement. Les ouvrières prélevées au centre du dôme et dans les profondeurs du nid, sont jeunes et exécutent les tâches de nourrices. Ce sont elles qui ont les ovaires les plus fonctionnels. Au contraire les ouvrières capturées à l'extérieur (sur la piste, sur les arbres, sur le dôme), présentent des ovaires à fonctionnement réduit. Ce sont des ouvrières âgées exécutant les fonctions de pourvoyeuses. Les douze colonnes de chaque graphique représentent les douze mois de l'année (modifié d'après Kneitz, 1969).

d'ovarioles développés ; à certaines époques de l'année plus de 90 % des ouvrières nourrices pondent ;

- les meilleurs scores sont obtenus en fin d'hiver et au printemps. C'est en été et en automne que l'on rencontre le plus grand nombre d'ovarioles en dégénérescence.

Ceusters *et al.* (1981) ont préféré travailler au laboratoire avec un nid artificiel. Il s'agit d'une succession de chambres chauffées selon un gradient de températures. On obtient ainsi un nid avec une zone froide (5 - 9°), une zone fraîche (10 - 16°), une zone tempérée (17 - 24°) une zone chaude (25 - 28°) et un monde extérieur. Cette situation reproduit celle que l'on trouve dans la nature avec les parties souterraines - fraîches - et les parties épigées - chaudes - des nids. Le marquage des ouvrières montre qu'après leur éclosion dans les chambres chaudes elles émigrent rapidement vers les chambres fraîches, puis plus tard se dirigeront vers les chambres chaudes et le monde extérieur. Ce schéma correspond au classique polyéthisme d'âge tel qu'il se rencontre chez les espèces monomorphes : les jeunes ouvrières restent au nid, affairées à des tâches domestiques, les ouvrières âgées sortent du nid et s'activent à des tâches d'approvisionnement.

Ceusters *et al.* ont prélevé 30 ouvrières dans chacune des cinq zones précédemment définies et ils ont noté le degré d'évolution de divers organes :

- les ovaires (*fig. 64*) : on note une évolution depuis la zone froide vers les zones de plus en plus chaudes ; seules les ouvrières des zones 1, 2 et 3 (froides à tempérées) présentent des ovarioles en phase de croissance ou de maturité susceptibles de pondre. Au contraire les ouvrières des zones chaudes 4 et 5, c'est-à-dire les ouvrières du service extérieur, âgées, montrent des ovarioles engagés dans la voie de la régression puis de la dégénérescence.

- Le corps gras : il suit une évolution parallèle ; bien développé chez les jeunes ouvrières pondeuses des zones 1 et 2 il devient réduit chez les vieilles ouvrières du service extérieur ;

- Les glandes exocrines : les glandes postpharyngiennes et labiales qui sont impliquées dans le nourrissage des larves sont bien développées chez les jeunes ouvrières de l'intérieur puis régressent chez les ouvrières fourrageuses.

Les recherches de Hansen et Viik (1980) effectuées sur une autre Fourmi rousse, *Formica aquilonia*, confirment les différences physiologiques entre ouvrières jeunes et ouvrières âgées. Les premières, qui occupent les régions du dôme les plus froides, sont riches en corps gras, en glycogène, en monosaccharides ou en divers alcools, comme le sorbitol, le mannitol ou le dulcitol. Les dernières présentent des caractéristiques inverses.

L'étude de la stratification des ouvrières dans le nid qui recoupe le polyéthisme confirme la liaison entre la distribution des tâches, l'âge des

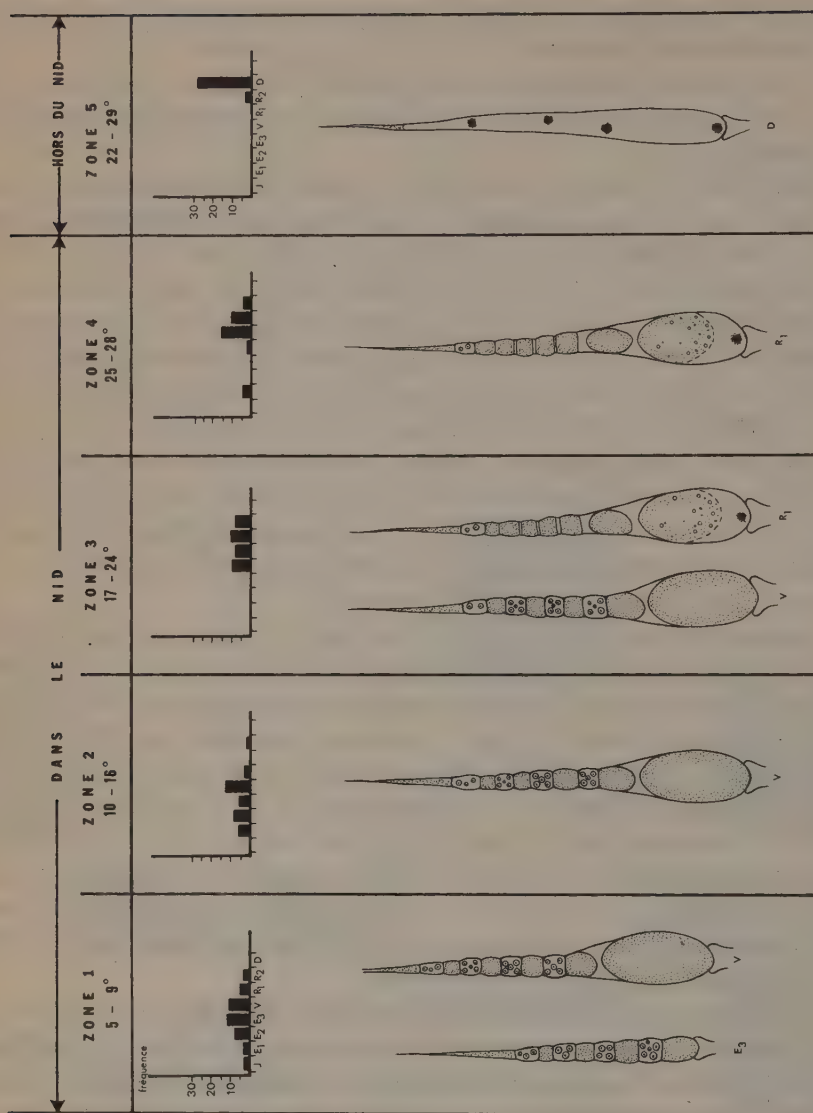


Fig. 64 : L'activité ovarienne des ouvrières de *Formica polyctena* au laboratoire. Les Fourmis analysées sont prélevées dans des chambres chauffées à des températures différentes. Celles prélevées dans les régions froides (5°-9°), fraîches (10°-16°) et tempérées (17°-24°) possèdent des ovarioles fonctionnels. Celles prélevées dans des régions chaudes (25°-28°) ou à l'extérieur (22°-29°) ont des ovaires régressés. Notation de l'état des ovarioles : J : phase juvénile ; E1, E2, E3 : phases de croissance ; V : phase de maturité ; R1, R2 : phases de régression ; D : phase de dégénérescence (modifié d'après Hohorst, 1972 et Ceusters et al., 1981).

ouvrières et leurs fonctions physiologiques. Les jeunes ouvrières du service intérieur pondent, soignent le couvain et épuisent leurs glandes postpharyngiennes et labiales ainsi que leur corps gras pendant l'accomplissement de cette tâche. Les ouvrières du service extérieur, âgées, ont les ovaires, les glandes postpharyngiennes et labiales, le corps gras régressés.

L'état de nourrice associé à l'état de pondeuse et celui de pourvoyeuse associé à l'arrêt de la ponte semblent assez largement répandus. On les retrouve chez *Formica rufibarbis* (Hohorst 1972) et *Formica sanguinea* (Billen 1982). Chez cette dernière espèce le dépôt du vitellus commence vers le 10^e jour de la vie imaginale et atteint une amplitude maximale entre le 26^e et le 35^e jour. Seules des ouvrières âgées de 10 à 35 jours sont donc susceptibles de pondre. Passé ce délai les ovaires montrent des figures de dégénérescence : par exemple aucune Fourmi âgée de plus de 1,5 an ne présente d'ovaires fonctionnels. La possibilité de pondre est donc liée à l'état de nourrice. La même constatation avait été faite chez la même espèce par Möglich et Hölldobler (1974) : les ouvrières spécialisées dans le transport de leurs congénères présentent à la dissection des ovaires vides ; au contraire les ouvrières transportées, plus jeunes, ont des ovaires relativement développés.

Camponotus pennsylvanicus possède des éclaireuses chargées de recruter des congénères après avoir trouvé une source de nourriture (Traniello 1977). Toutes ces recruteuses ont des ovaires au repos. Au contraire les ouvrières non pourvoyeuses qui restent dans l'intérieur du nid présentent pour la plupart des ovocytes dans leurs ovaires.

Ainsi à un polyéthisme selon l'âge vient s'ajouter une différence physiologique : ce sont les jeunes ouvrières, chargées peu de temps après leur naissance de soigner et d'élever le couvain, qui sont aussi les meilleures pondeuses. Plus tard, alors qu'elles passent du service intérieur au service extérieur en devenant pourvoyeuses, leurs ovaires régresseront.

Les différences physiologiques peuvent être aussi reliées à l'existence des sous-castes au sein des ouvrières.

Camponotus aethiops (Dartigues et Passera 1979) possède trois sous-castes ouvrières différenciées par la taille : les *major*, les *media*, les *minor*. Alors que les ouvrières *major* orphelines pondent facilement, les sociétés d'ouvrières *minor* restent entièrement stériles, même si l'élevage se poursuit pendant plus de cinq mois. Pourtant elles possèdent des ovaires mais les ovocytes ne dépassent jamais une longueur de 0,87 mm alors que chez les *major* ils atteignent la taille de l'œuf mûr soit 1,37 mm. Il peut y avoir jusqu'à quatre ovarioles chez les ouvrières *major* (moyenne 2,47) alors qu'on n'en compte jamais plus de trois chez les *minor* (moyenne 2). Même accompagnées d'ouvrières *major* pondeuses les ouvrières *minor* restent obstiné-

ment stériles. Ces résultats peuvent être étendus à d'autres *Camponotus* ; chez *C. ligniperda* (Bier 1953) et chez *C. vagus* (Benois 1969) seules les plus grosses ouvrières pondent après l'orphelinage.

Chez *Cataglyphis cursor* (Cagniant 1981), toutes les ouvrières pondent mais les *major* possèdent au moins trois ovarioles alors que les *minor* ne dépassent pas deux.

Chez des espèces monomorphes comme *Formica sanguinea* il semble que toutes les ouvrières puissent pondre mais le nombre d'ovarioles, donc la fécondité, est dépendant de la taille (Billen 1982). Les ouvrières les plus petites dont la tête a une largeur moyenne de 1,36 mm, possèdent seulement trois ou quatre ovarioles. Les plus grandes, dont la tête a une largeur de 1,86 mm ont plus de neuf ovarioles.

On serait peut-être alors tenté de penser que les ouvrières *major* sont plus proches des reines que les *minor* mais les résultats ne sont pas constants : dans le genre *Messor*, chez l'espèce *ebeninus* (Tohmé 1972) à la fois les *minor* et les *major* pondent alors que chez l'espèce *capitatus* (Delage-Darchen 1974) les *minor* sont stériles. De même chez *Colobopsis fraxinicola* et chez *Zacryptocerus varians*, espèces possédant une caste de soldats, toutes les ouvrières pondent mais il n'est pas certain qu'il s'agisse toujours d'œufs reproducteurs ; ce sont peut-être des œufs alimentaires (Wilson 1974 a, 1976).

Ainsi, bien que les ouvrières *major* semblent meilleures pondeuses que les *minor*, ce polymorphisme physiologique n'est pas constant.

Il n'en reste pas moins vrai que l'existence d'un polyéthisme d'âge ou de caste est liée à des activités ovariennes fort différentes y compris donc entre ouvrières.

2. PHYSIOLOGIE DE LA RESPIRATION.

La mesure des taux respiratoires des diverses castes d'une espèce de Fourmis champignonnistes du genre *Atta* (quantité d'oxygène consommé en une heure et par milligramme de Fourmi vivante) donne les résultats suivants (Beraldo et Mendes 1981) :

ouvrière <i>minor</i> s'occupant du jardin :	0,644 μ l
ouvrière <i>media</i> coupeuse de feuille :	0,594 μ l
ouvrière <i>major</i> assurant la défense :	0,354 μ l
mâle :	0,233 μ l
reine :	0,085 μ l

Les taux respiratoires diminuent donc alors que la taille augmente.

3. PHYSIOLOGIE DE LA PRODUCTION DE PHÉROMONE

Les soldats de *Pheidole militica* sont parfaitement capables de suivre la piste tracée par les ouvrières de leur société à l'aide du contenu de la glande à poison. Par contre leur propre glande à poison ne contient pas cette phéromone si bien qu'ils sont incapables de tracer eux-mêmes une piste. Il en est de même pour *Pheidole desertorum* et *Pheidole tucsonica*. A l'inverse les soldats de deux autres espèces trouvées dans le même biotope, *Pheidole rugulosa* et *Pheidole sciophila* savent tracer une piste suivie à la fois par les ouvrières et les soldats. Or chez ces deux dernières espèces les soldats participent activement au transport des graines vers le nid. Ainsi sont reliées l'aptitude à récolter la nourriture et la possibilité de tracer une piste (Hölldobler et Möglich 1980).

L'étude la plus complète sur l'ontogenèse de la production et de la perception des phéromones est celle réalisée chez *Myrmica rubra* par Cammaerts (1974, 1975).

On peut en se basant sur des différences de pigmentation (Cammaerts 1974) établir une chronologie relative des ouvrières de *Myrmica rubra* : à la naissance les ouvrières sont très claires puis elles foncent peu à peu. L'échelle de pigmentation permet de reconnaître cinq catégories d'âge : des ouvrières à l'éclosion (groupe 1) des ouvrières âgées de 3 à 4 jours (groupe 2), des ouvrières âgées de 16 à 18 jours (groupe 3), des ouvrières âgées de 3 à 4 mois (groupe 4) et enfin des ouvrières âgées de plus de 6 mois (groupe 5). Seules les ouvrières les plus sombres (les plus âgées) se rencontrent sur l'aire de récolte.

Les dimensions du réservoir de la glande à poison qui stocke la phéromone de piste augmentent avec l'âge des ouvrières : celui des ouvrières des groupes 1 et 2 est aplati et pratiquement vide. Il devient sphérique avec les ouvrières du 3^e groupe pour atteindre son plus grand développement avec les ouvrières du 5^e groupe (fig. 65).

D'autre part la phéromone prélevée sur des ouvrières du groupe 1 se révèle inefficace pour tracer une piste. Elle ne déclenche une réaction que prélevée sur des ouvrières plus âgées, son efficacité croissant avec l'âge des donneuses. De même, ce sont les ouvrières les plus âgées qui sont les plus aptes à suivre une piste artificielle.

Des résultats analogues sont trouvés par Ceusters *et al.* (1981) concernant la glande à phéromone de piste de *Formica polyctena*.

Cammaerts a élargi ses recherches à la glande de Dufour qui sécrète une phéromone attractive : les ouvrières les plus âgées sont celles qui réagissent le mieux à son contenu et qui possèdent les glandes les plus développées.

On peut aussi (Cammaerts 1975) tester les réactions de défense des

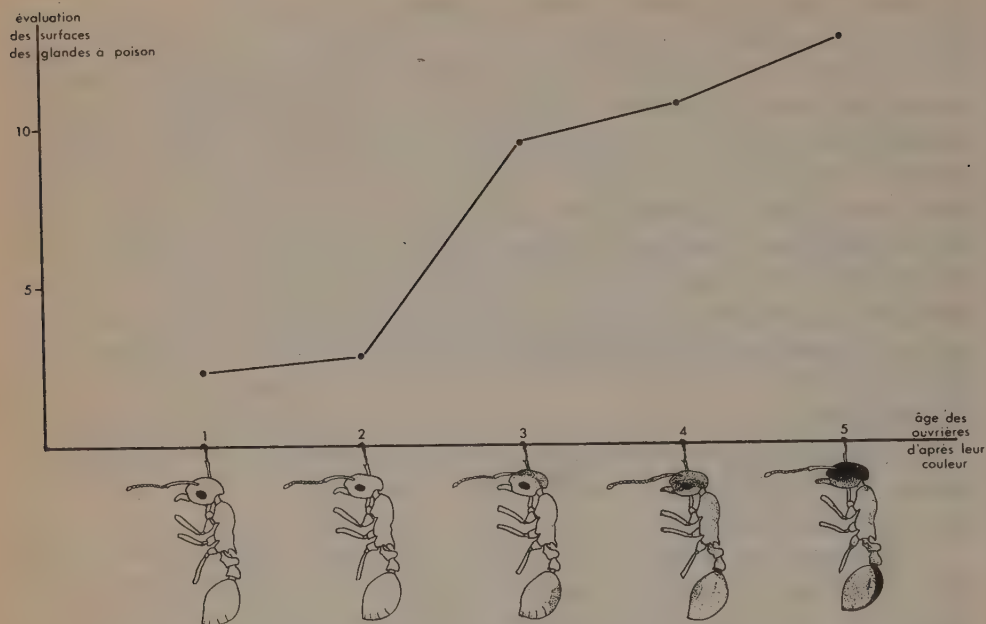


Fig. 65 : Développement de la glande sécrétrice de la phéromone de piste de *Myrmica rubra* (glande à poison) en fonction de l'âge des ouvrières estimé d'après leur pigmentation (la plus jeune est la moins pigmentée) (modifié d'après Cammaerts, 1974).

ouvrières à l'égard d'un intrus, une Fourmi d'une espèce étrangère par exemple : les Fourmis du 1^{er} groupe restent toujours au nid, donc ne participent pas à la défense ; celles du 2^e groupe patrouillent rarement dans l'aire de récolte. En cas de rencontre avec l'ennemi, elles retournent immédiatement vers le nid en traçant une piste avec la glande à poison. Les ouvrières des 3^e et 4^e groupes tournent autour de l'intrus et regagnent le nid en déposant à la fois la substance de piste et la substance attractive. Ceci a surtout pour effet de recruter de nombreux congénères. Finalement, seules les ouvrières du 5^e groupe, donc les plus âgées, attaquent et piquent l'intrus en émettant d'importantes quantités du contenu de la glande de Dufour ce qui incite d'autres ouvrières à piquer à la même place.

En résumé il s'établit chez *Myrmica rubra* un polyéthisme selon l'âge : ce sont les ouvrières les plus âgées - celles qui sont chargées du service extérieur et des fonctions de ravitaillement - qui émettent le plus de phéromone de piste et de phéromone attractive et qui sont les plus aptes à réagir à ces phéromones. Ce sont elles aussi qui témoignent du plus d'agressivité envers

un ennemi. Ces diverses aptitudes favorisent le recrutement des ouvrières âgées vers une source de nourriture ou vers un intrus.

Ainsi l'existence du polyéthisme, qu'il soit d'âge ou de caste, est doublé par des différences physiologiques qui tendent à rendre plus efficace encore la division du travail.

Au total le rendement d'une fourmilière est étroitement dépendant d'un système original de division du travail. Ce polyéthisme repose tantôt sur des différences morphologiques (castes physiques) tantôt sur des différences d'âge (castes temporelles) ce qui n'exclut pas une combinaison des deux. La rigidité du système est largement tempérée par la variabilité individuelle ou idiosyncrasie qui permet toutes sortes d'ajustements aux réalités du moment par le jeu des régulations sociales.

Le retour au nid et l'orientation

Un des problèmes les plus ardues qu'aient à résoudre les Fourmis est assurément le retour au nid - le homing - après une sortie de chasse ou de récolte. Quels sont les mécanismes mis en jeu qui permettent aux pourvoyeuses de retrouver sans coup férir leur nid d'origine ? La réponse est multiple : après avoir présenté les diverses solutions retenues par les Fourmis nous verrons comment, pour une espèce donnée, il y a soit une évolution dans le temps de la méthode adoptée soit une intégration de plusieurs méthodes, le tout permettant la meilleure réponse en fonction des conditions écologiques du moment.

I. ORIENTATION ASTRONOMIQUE

Lubbock (1894) et Bethe (1898), utilisant tous deux des tables à plateau tournant, ont sans doute été les premiers à démontrer que les Fourmis savent s'orienter par rapport à une source lumineuse, en l'occurrence une bougie : une ouvrière de *Lasius niger* s'engage sur le plateau éclairé par la bougie ; l'expérimentateur fait opérer au plateau une rotation de 180° qui lui permet de maintenir la direction originelle (Lubbock 1894). Les repères physiques (menus objets) déposés sur la table ne sont pas en cause puisqu'ils tournent en même temps que le plateau.

Mais c'est de 1911 à 1914 que sont publiées les premières études décisives sur l'orientation par Santschi et Brun. Santschi (1911) montre le rôle du soleil dans sa célèbre expérience du miroir. A l'aide d'un écran il projette une

ombre sur une piste fréquentée par les Fourmis moissonneuses *Messor barbarus* regagnant leur nid. Du même coup il masque bien sûr le soleil. À l'aide d'un miroir il fait apparaître une image artificielle du soleil mais à l'opposé de sa position réelle. Les Fourmis font immédiatement demi-tour et prennent la direction inverse. Dès qu'il enlève écran et miroir tout rentre dans l'ordre. Dans cette expérience la Fourmi se tourne de telle sorte que la direction prise par son corps fasse avec le rayon lumineux provenant de l'image réfléchie du soleil, le même angle que celui qu'elle faisait avec l'image directe du soleil. Cette orientation astronomique est confirmée par les expériences de Brun (1914) sur le retour au nid de *Lasius niger* : à 15 h une ouvrière se dirige vers son nid (fig. 66a) ; les rayons du soleil tombent avec une incidence de 90° sur son œil gauche. On coiffe alors l'ouvrière d'une boîte obscure pendant deux heures. À 17 heures la Fourmi est libérée (fig. 66b). Pendant ces deux heures le mouvement apparent du soleil a décrit un angle de 30° . Or on remarque que l'ouvrière au lieu de se diriger vers son nid s'engage sur une fausse route qui décrit justement un angle de 30° par rapport à la vraie direction. En fait l'ouvrière repart à 17 h sur un cap qui lui permet de recevoir les rayons du soleil selon un angle de 90° sur son œil gauche. Son orientation est donc due



Fig. 66 : L'orientation astronomique de *Lasius niger*. a : à 15 h, l'ouvrière qui se dirige vers son nid est emprisonnée sous une boîte obscure ; b : à 17 h, elle est libérée ; sa course va alors dévier d'un angle égal à celui effectué par le mouvement apparent du soleil en deux heures, soit 30° (modifié d'après Brun, 1914).

à l'existence d'une boussole lumineuse prenant le soleil comme point de repère. Notons aussi que la Fourmi de Brun a conservé la mémoire de la distance à parcourir. En effet après avoir effectué sur la fausse route un trajet sensiblement égal à celui qui aurait dû la ramener au nid, elle décrit des sinuosités qui marquent son désarroi (tournoiements de Turner).

L'orientation astronomique peut prendre comme source de référence la lune chez les espèces qui sortent la nuit. Santschi (1923) est le premier à faire mention de cette possibilité chez une espèce nocturne *Monomorium salomonis*. Nous verrons plus loin des exemples chez *Formica rufa* et *Cataglyphis bicolor*.

II. ORIENTATION PAR RAPPORT A LA LUMIÈRE POLARISÉE

L'image du soleil ou de la lune n'est pas la seule possibilité offerte par le ciel pour favoriser le guidage des Fourmis. On sait qu'une portion de ciel bleu vue à travers un polaroïd apparaît plus ou moins foncée suivant son emplacement par rapport au soleil : la lumière qui en émane est partiellement polarisée et son plan de vibration est en corrélation directe avec la position de la zone bleue par rapport au soleil.

Lorsque le soleil est caché par des nuages ou une colline mais qu'il reste dans le ciel une partie bleue, les Fourmis peuvent encore s'orienter en captant la lumière polarisée. Il s'agit là d'une possibilité peu banale dans le monde animal, puisqu'elle n'a été pleinement démontrée que chez les Arthropodes et en particulier les Insectes.

Santschi (1923) avait pressenti cette possibilité chez *Cataglyphis bicolor*. A l'aide d'un écran cylindrique ouvert à sa partie supérieure il coiffe une ouvrière qui, sans rien voir du soleil ou de repères visuels, s'oriente encore normalement. Ce n'est que si le haut du cylindre est bouché, empêchant donc de percevoir le ciel bleu, que la Fourmi est désorientée. Santschi ignorant l'existence de la lumière polarisée céleste mettait faussement en cause la perception des étoiles, même en plein jour. Ce n'est qu'après les observations de von Frisch sur la perception de la lumière polarisée par les abeilles que Schifferer (1950) puis Carthy (1951 a) ont démontré la réalité du phénomène chez *Lasius niger*. Les expériences ont été reprises par Vowles (1954) chez *Myrmica ruginodis* puis par Jander (1957) chez *Formica rufa*, *Tetramorium caespitum*, *Tapinoma erraticum* : on fait décrire à des ouvrières un certain trajet en les faisant s'orienter sur une lumière vue à travers un film polari-

sant. Lorsqu'on fait tourner ce film d'un certain nombre de degrés, modifiant ainsi le plan de polarisation de la lumière perçue par les ouvrières, ces dernières modifient leur trajet selon le même nombre de degrés.

Duelli et Duelli-Klein (1976) se sont assurés que le phénomène existe non seulement au sein de sous-familles évoluées (*Conomyrma brunnea* pour les Dolichoderinae, *Camponotus mus* pour les Formicinae) mais aussi chez le représentant d'une sous-famille plus primitive, *Pachycondyla obscuricornis* (Ponerinae).

Le travail le plus complet sur ce sujet est celui réalisé par Duelli et Wehner (1973) sur *Cataglyphis bicolor*. Un chariot mobile porteur d'une fenêtre horizontale munie de filtres polarisants recouvre entièrement la Fourmi et la suit dans tous ses déplacements sur le terrain de chasse. En masquant complètement le soleil on démontre que l'ouvrière s'oriente avec précision en utilisant seulement la lumière polarisée qui émane du ciel bleu. A l'inverse l'usage de filtres appropriés arrêtant la lumière polarisée mais laissant voir le soleil montre que l'orientation sur le soleil seul est également possible. En inversant l'image du soleil par un jeu de miroirs on crée une situation concurrentielle entre l'orientation sur l'astre ou selon la lumière polarisée : c'est cette dernière qui l'emporte alors.

III. ORIENTATION PAR RAPPORT A LA PESANTEUR

Après les travaux préliminaires de Goetsch (1934) relatifs à l'orientation géoménotaxique de *Crematogaster scutellaris* il faut attendre les recherches de Vowles (1954) pour progresser dans la connaissance du rôle de la pesanteur dans l'orientation des Fourmis.

Ce dernier auteur fait courir des ouvrières de *Myrmica ruginodis* sur un disque vertical en bois pouvant tourner autour de son axe horizontal. L'appareil est placé dans une chambre obscure faiblement éclairée par une lampe rouge. Les résultats montrent que les ouvrières sont capables de se déplacer en maintenant constant un angle donné par rapport à la verticale. Lorsque après un premier parcours, on fait tourner le disque d'un demi-tour, les Fourmis reprennent la direction primitive. Toutefois elles confondent deux angles symétriques par rapport à la verticale (α et $360^\circ - \alpha$).

Le dispositif imaginé par Markl (1963) est légèrement différent. La tablette est identique mais l'auteur attend que des ouvrières de *Formica polyctena* se déplacent spontanément en manifestant une géotaxie positive

ou négative. La surface verticale est alors basculée de 180° autour de l'axe horizontal. Les Fourmis se retournent immédiatement complètement de manière à maintenir la même orientation. Montrant une bonne volonté touchante envers l'expérimentateur les ouvrières sont ainsi capables d'effectuer 30 à 40 volte-face successives.

Sudd (1972) expérimente dans des circonstances plus proches des conditions naturelles ; il remarque que les ouvrières de *Formica lemni* enfouies dans du sable creusent toujours dans une direction ascensionnelle même dans l'obscurité la plus totale. Placées sur une couche de sable elles creusent au contraire des tunnels dirigés vers le bas. Si par un artifice expérimental on fait basculer la surface sableuse autour d'un axe horizontal, la direction du tunnel dépend de l'angle entre l'appareil et la verticale. *Myrmica ruginodis* semble moins sensible à la pesanteur et *Lasius niger* ne l'est pas du tout.

Quels sont les géorécepteurs ? Vowles (1954) colle en différentes régions du corps de minuscules particules de fer doux et soumet alors la Fourmi à l'action d'un champ magnétique. Ce n'est que lorsque l'aimant se trouve à la jonction scape-funicule des antennes que la démarche de l'Insecte est altérée. Donc les géorécepteurs se trouvent à cet endroit. Un seul organe est susceptible d'assumer ce rôle, c'est l'organe de Johnston décrit depuis 1855 sur l'antenne des moustiques. Il s'agit d'une structure proprioceptive formée d'un certain nombre d'éléments sensoriels, les scolopidies. Toutefois Markl (1963) a découvert d'autres structures sensibles à la pesanteur. Ce sont des plages de poils très fins et très raides situées au niveau de cinq articulations : scape/funicule, cou, pétiole, coxa, trochanter.

Leur rôle est démontré lors d'expériences consistant à immobiliser les articulations concernées avec de la cire ou à disjoindre ces articulations : l'orientation est maintenue si l'une des cinq articulations précitées est laissée libre. Ces plages ont été trouvées chez une douzaine d'espèces de Fourmis appartenant à toutes les sous-familles de Formicinae.

IV. ORIENTATION PAR RAPPORT AU VENT

Cataglyphis bicolor, nous le verrons plus loin, est une des rares Fourmis à ignorer l'emploi des repères odorants. Wehner et Duelli (1971) ont amené des ouvrières de *Cataglyphis* à chasser de nuit dans des régions désertiques de Tunisie après leur avoir appris de jour une direction déterminée. L'orientation reste exacte pendant les nuits sans lune pourvu que le vent souffle à plus

de 0,4 m/s. Aucun repère céleste ou terrestre n'étant visible et le terrain étant plat et nu on est bien obligé d'admettre une orientation par rapport à la direction du vent (orientation anémoménotactique). On peut provoquer une orientation semblable de jour après vernissage des yeux et des ocelles. Ce sont les antennes qui sont sensibles au vent car après antennectomie l'animal est désorienté.

V. ORIENTATION PAR RAPPORT A DES REPÈRES TERRESTRES

Les Fourmis sont aussi capables d'utiliser les repères terrestres ainsi que le montrent les travaux de Cornetz (1911) sur une espèce d'Afrique du Nord, *Myrmecocystus* sp. Cornetz prélève une ouvrière qui se dirige vers son nid et la transporte à quelques mètres de là. Déseparée l'ouvrière court en tous sens, jusqu'à un point C1 où elle file en ligne droite vers le nid. L'opération est répétée plusieurs fois avec les mêmes résultats ; ce n'est qu'à partir de points C1, C2, C3... que l'ouvrière retrouve le chemin du nid. Selon toute vraisemblance, l'ouvrière a reconnu les points C1, C2 etc. à de menus accidents de terrain où grâce à la présence d'objets qui dans sa mémoire sont liés à la direction du nid.

Myrmecia desertorum et *M. dispar* qui appartiennent à la sous-famille très primitive des Myrmeciinae chassent individuellement. Elles quittent leur nid une à une, se dirigent vers un arbre du voisinage et entament une prospection qui leur fera découvrir des proies. L'absence de soleil ne semble pas perturber leur quête. Capturées puis relâchées à des distances variant de 15 à 30 mètres du nid elles retrouvent ce dernier sans difficulté (Gray 1971) ce qui semble accrédi-ter l'hypothèse qu'elles sont capables de mémoriser la position des arbres autour desquels elles chassent.

Des reines ailées de *Formica subnuda* et de *Leptothorax muscorum* sont piégées au cours du vol d'essaimage par Chapman (1969) au sommet d'une colline puis marquées à la peinture fluorescente avant d'être relâchées en dessous du sommet. En dépit du vent parfois contraire ces femelles sont capturées à nouveau au sommet, démontrant l'existence d'un vol orienté : les reines se dirigent vers les silhouettes dont l'élévation angulaire apparente sur l'horizon est la plus grande (hypso-taxie).

Les Fourmis sont capables de distinguer les couleurs. Kiepenhauer (1968) parvient, en les entraînant, à apprendre à des *Formica polyctena* à différencier deux sources lumineuses, l'une ultra-violette, l'autre vert-jaune.

Un cas particulier de l'utilisation des repères terrestres est offert par la Ponérine *Paltothyreus tarsatus* (Hölldobler 1980). Cette Fourmi vit dans la forêt tropicale africaine où elle entreprend des raids individuels aboutissant à la capture de termites. Les ouvrières quittent le nid par une de ses multiples sorties, s'éloignent de 1 à 5 mètres et après la capture des termites retrouvent rapidement la sortie d'origine. Le repérage céleste est exclu en raison de la densité du couvert végétal et de l'importance de la couche nuageuse. De même les traces chimiques éventuelles sont supprimées par le grattage de la piste. Hölldobler démontre alors que les Fourmis utilisent en réalité l'image de la voûte végétale : un fronton mobile en forme de fer à cheval, centré sur la Fourmi et déplacé en même temps qu'elle, ne la désoriente que s'il est muni d'un plafond. Au laboratoire l'aire de récolte est constituée par une arène circulaire munie de parois neutres. Le plafond est constitué par une photographie transparente de la cime des arbres prise depuis le sol à l'aide d'un objectif grand angulaire. Il suffit de faire tourner la photographie de 180° pour induire une erreur d'orientation du même ordre chez l'ouvrière. Il s'agit là d'un système de repérage particulièrement adapté aux conditions de la forêt tropicale.

VI. L'ORIENTATION CHIMIQUE

1. DÉFINITION DES PHÉROMONES

L'orientation grâce à des repères chimiques déposés sur le terrain est une des originalités comportementales que les Fourmis partagent avec d'autres sociétés supérieures d'Insectes comme les termites.

C'est en 1932 que Bethe introduisit le terme d'ectohormone pour désigner des substances, comme les attractifs sexuels, qui sont des sécrétions externes agissant en tant que messagers chimiques entre individus.

Depuis cette date les messages chimiques ont été classés selon des critères variables. Pour Florkin (1965) l'ensemble des messages chimiques, spécifiques ou non en ce qui concerne la nature de leur cible, exerçant une action dans la constitution et la persistance d'une communauté biotique, constitue des écomones.

On peut diviser les écomones en signaux intraspécifiques agissant sur les individus de la même espèce et en signaux interspécifiques émis à l'intention des autres espèces. Les premiers constituent les *phéromones*, les deuxièmes les *allomones* (Pasteels 1977 ; Blum 1980).

Revenons aux messages chimiques intraspécifiques. C'est en 1959 que Karlson et Butenandt puis Karlson et Lüscher proposent le terme de phéromone qui allait s'imposer avec la définition suivante : ce sont des substances sécrétées par un individu mais à l'extérieur de celui-ci. Reçues par un deuxième individu de la même espèce, elles provoquent chez ce dernier une réaction définie qui modifie le comportement ou la physiologie de l'individu récepteur. La querelle linguistique aidant, d'autres termes ont été proposés : phérormone, parahormone, exohormone, télérgone, mais phéromone semble à présent accepté par tout le monde.

Les phéromones sont donc des substances messagères entre les individus. Elles leur permettent de communiquer grâce à un code de stimuli chimiques. Elles ont été signalées dans tous les ordres d'Insectes.

En ce qui concerne leur classification deux conceptions se sont succédé. Tout d'abord Karlson (1960) propose de les diviser en deux groupes :

- celles agissant par olfaction comme les attractifs sexuels, les parfums de marquage, les substances d'alarme ;
- celles agissant par ingestion, telles que les substances inhibitrices de la formation des sexués de remplacement.

Mais on s'est aperçu rapidement qu'une même substance pouvait agir par les deux voies. Aussi Wilson (1963) puis Regnier et Law (1968) ont proposé une deuxième classification basée cette fois sur les effets : les phéromones de déclenchement (« releaser pheromones ») agissent sur le comportement par l'intermédiaire du système nerveux central ; les phéromones d'amorçage (« primer pheromones ») modifient la physiologie, en particulier celle du système reproducteur et celle du système endocrinien.

Les phéromones qui marquent la piste chez les Fourmis sont des phéromones de déclenchement.

2. LES PHÉROMONES DE PISTE

Il y a longtemps que les naturalistes ont remarqué que les Fourmis suivent des pistes qui les ramènent vers leur nid. Déjà en 1779, Ch. Bonnet avait noté que les Fourmis utilisent des pistes conduisant les congénères vers une nouvelle source de nourriture. Plus tard, Forel (1886, 1908) pensait que les ouvrières utilisent leurs antennes pour suivre la piste. Eidmann (1927) puis Hingston (1928) établissent que les ouvrières suivent une piste marquée par une recruteuse lors de son retour au nid. Santschi (1923) pressent que les ouvrières de *Tapinoma nigerrimum* utilisent le contenu d'une glande abdominale pour tracer la piste. Les premiers tracés artificiels sont réalisés par

Goetsch (1934) à l'aide de l'abdomen d'une Fourmi fraîchement tuée. C'est à Carthy (1950, 1951 b) que l'on doit les premières études expérimentales sur la phéromone de piste de *Lasius fuliginosus*. Il met en évidence le rôle d'une sécrétion de l'intestin postérieur. Mais les travaux modernes sur le traçage de la piste par les Fourmis commencent avec ceux de Wilson (1959, 1962 a) chez la Fourmi de feu.

a) L'exemple des *Solenopsis*

Lorsqu'une ouvrière pourvoyeuse rencontre une nouvelle source de nourriture trop volumineuse pour être transportée, Wilson note un comportement très particulier de cette ouvrière : elle se dirige vers le nid, l'extrémité de l'abdomen en contact avec le sol. L'examen de macrophotographies montre qu'en fait, c'est seulement l'extrémité de l'aiguillon dévaginé qui touche le sol (fig. 67). Une observation attentive montre que l'abdomen se relève de temps à autre. Les autres ouvrières de la société qui patrouillent sur l'aire de récolte et qui croisent par hasard le chemin de la pourvoyeuse répondent immédiatement en remontant ce chemin jusqu'à la nourriture. Bien qu'aucune trace ne soit visible sur le sol, Wilson a démontré la matérialité de la piste en utilisant des tracés artificiellement réalisés avec le contenu des diverses glandes de l'abdomen. C'est seulement avec le liquide contenu dans la glande de Dufour (glande annexée à l'appareil vulnérant) qu'il obtient une piste attractive pour les *Solenopsis*.

Ainsi l'ouvrière qui a découvert une nouvelle source de nourriture balise une piste entre cette source et le nid en contrôlant l'écoulement sur le sol d'une phéromone volatile contenue dans la glande de Dufour. Cette sécrétion exerce un fort pouvoir d'attraction sur les congénères qui pourront ainsi remonter la piste jusqu'à la nourriture. Aucun autre stimulus n'est nécessaire pour inciter les ouvrières à remonter la piste.



Fig. 67 : Ouvrière de la Fourmi de feu *Solenopsis invicta* déposant la phéromone de piste à l'aide de son aiguillon dévaginé. La Fourmi, se déplaçant sur un bristol enfumé qui a servi de négatif, a laissé derrière elle les traces de ses pattes et de l'aiguillon, matérialisant ainsi la piste (d'après Wilson, 1962 et Hangartner, 1969).

L'information donnée par la piste contient de nombreux paramètres de type quantitatif. Nous en reparlerons dans le chapitre consacré aux communications chimiques à propos du phénomène du recrutement.

Avant de généraliser la réalité de la piste chez les Fourmis il faut tout de même préciser que cette piste contient souvent deux types d'informations qui sont parfois confondues : elle peut avoir une fonction de recrutement, c'est-à-dire qu'elle attire les congénères et les incite à se déplacer pour accomplir une tâche déterminée, le plus souvent une collecte alimentaire. Cet aspect sera plus spécialement développé dans le dernier chapitre. La piste peut aussi avoir un rôle plus précisément dédié à l'orientation. Hölldobler et Wilson (1970) puis Hölldobler (1976 b) ont été capables de différencier ces deux aspects chez *Pogonomyrmex* : les phéromones de recrutement ont une durée de vie relativement brève ; elles sont émises par la glande à poison le long de la piste et incitent les congénères à aller récolter des graines. Mais le long de cette même piste les ouvrières déposent un autre signal chimique à l'aide cette fois de la glande de Dufour. Il s'agit alors de phéromones à longue durée de vie, qui jouent un rôle strictement d'orientation et agissent alors même que les phéromones de recrutement ont disparu.

La même dualité se retrouve chez *Monomorium pharaonis* mais l'origine des phéromones est inversée : c'est la glande de Dufour qui sécrète la phéromone de recrutement et celle à poison qui élabore la phéromone d'orientation (Sudd 1960 ; Blum 1966 ; Hölldobler 1973 a ; Ritter *et al.* 1975, 1977).

Les informations que nous allons donner maintenant concernent l'ensemble des phéromones déposées le long des pistes.

b) Les méthodes d'étude

La preuve matérielle de l'existence d'une ou plusieurs phéromones de piste pour une espèce donnée est apportée par la réalisation au laboratoire d'extraits intéressants des régions de plus en plus délimitées du corps jusqu'à la découverte de la glande responsable. Ces extraits sont obtenus par broyage de l'organe considéré dans des solvants comme l'éther, l'acétone ou l'hexane. Quelques microlitres de l'extrait sont déposés à l'aide d'une micropipette sur un cercle de quelques centimètres de diamètre tracé sur du papier filtre. Après évaporation du solvant le papier est placé dans l'aire de récolte de la Fourmi à expérimenter. On compare alors statistiquement le nombre d'ouvrières empruntant la piste artificielle sur une distance plus ou moins longue et le nombre d'ouvrières empruntant une piste témoin réalisée avec le solvant seul (Moser et Blum 1963 ; Cammaerts-Tricot *et al.* 1977).

Des problèmes peuvent surgir avec l'extraction simultanée d'autres phéromones comme les phéromones d'alarme qui peuvent plus ou moins masquer l'incitation à suivre la piste.

c) Origine des phéromones de piste

Les glandes impliquées dans le dépôt de la piste sont toujours situées dans l'abdomen ou dans les pattes postérieures avec une spécialisation qui peut être reliée à la sous-famille (fig. 68).

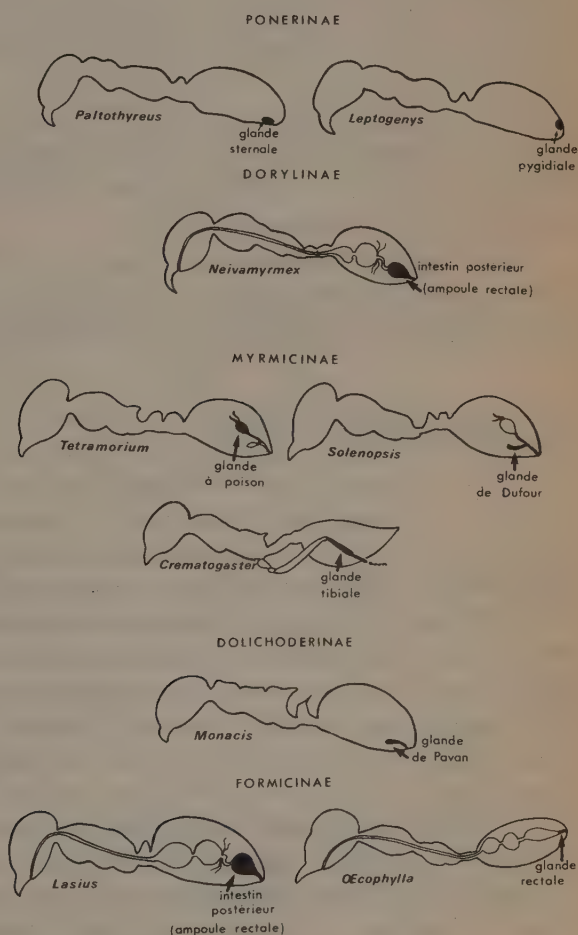


Fig. 68 : Origine de la phéromone de piste chez cinq sous-familles de Formicidae (modifié et complété d'après Hölldobler, 1977).

L'intestin postérieur (cf. fig. 4)

Toutes les espèces de la sous-famille des Formicinae étudiées jusqu'à présent - environ une quinzaine et avec une restriction pour les *Oecophylles* - élaborent les phéromones de piste dans l'intestin postérieur. Parmi les genres les mieux connus citons les *Lasius* (Carthy 1950, 1951 b ; Hangartner 1967), les *Formica* (Hangartner 1967 ; Möglich et Hölldobler 1975 ; Horstmann 1976 ; Regnier et Wilson 1971 ; Henquell 1976 ; Rosengren 1977 b), les *Camponotus* (Hölldobler 1971, 1973 ; Hartwick *et al.* 1977) les *Oecophylla* (Hölldobler et Wilson 1977 a, b). Huwyler *et al.* (1973) ont analysé la phéromone de piste de *Lasius fuliginosus* ; ils ont trouvé un mélange complexe de six acides gras (hexanoïque, heptanoïque, octanoïque, nonanoïque, décanoïque et dodécanoïque) et d'une fraction non acide non identifiée qui ne semble pas avoir de rôle dans le marquage de la piste. A l'inverse le composé actif chez *Lasius niger* réside dans la fraction non acide de la phéromone (Huwyler *et al.* 1975).

De la même manière toutes les Dorylinae étudiées à ce jour, essentiellement des *Eciton* (Blum et Portocarrero 1964) et des *Neivamyrmex* (Watkins 1964 ; Watkins *et al.* 1967) produisent leur substances de piste dans l'intestin postérieur et les évacuent par l'anus.

Par contre chez les Ponerinae, seul *Termitopone laevigata* (Wilson 1965 b ; Blum 1966) utilise cette technique encore que des résultats plus récents (voir plus loin) impliquent la glande pygidiale.

La glande rectale (cf. fig. 4)

Il s'agit en fait d'une différenciation particulière de l'intestin postérieur propre aux *Oecophylles* (Hölldobler et Wilson 1976, 1978 a, b). Lorsque l'on nourrit les Fourmis tisserandes avec du miel coloré en rouge, la partie postérieure de l'intestin se colore intensément. Pourtant, la piste tracée par ces Formicines ne comporte aucune trace rouge. Donc ce n'est pas l'ampoule rectale qui est à l'origine de la phéromone de piste comme chez les autres Formicines. Par contre une étude histologique révèle une structure glandulaire particulière, la glande rectale. Il s'agit d'une invagination de la zone arrière inférieure du sac rectal pourvue d'un épithélium glandulaire développé.

Lorsqu'une ouvrière a découvert de la nourriture, elle fait retour au nid en traçant une piste à l'aide du contenu de cette glande. Pour cela elle dirige l'extrémité de l'abdomen vers le bas et fait saillir la glande rectale à l'extérieur de manière si importante qu'elle devient visible à l'œil nu pour un

observateur attentif. Dans cette position la glande repose sur une sorte de traîneau formé par deux poils raides.

Nous verrons dans le paragraphe consacré au recrutement les diverses utilisations du contenu de la glande rectale.

La glande de Pavan (cf. fig. 4)

Cette glande n'existe que chez les Dolichoderinae (Pavan et Ronchetti 1955) où elle est responsable du marquage de la piste. C'est une glande impaire, globuleuse, transparente, débouchant par un fin canalicule au niveau du 4^e sternite abdominal. Elle se signale à l'extérieur par une formation caréniforme, dure, proéminente, creusée en gouttière interne par où coule la phéromone. Son rôle a été prouvé chez les *Iridomyrmex* (Wilson et Pavan 1959 ; Couret et Passera 1979 ; Robertson *et al.* 1980) et chez les *Tapinoma* (Wilson 1965 b ; Couret et Passera 1979). Un des constituants de la sécrétion qu'elle contient, le (z)-9-hexadécénal a été testé par van Vorhis Key et Baker (1982). Il amène les Fourmis à suivre une « piste artificielle » mais il n'est sans doute que l'un des composants de la phéromone attractive.

La glande pygidiale (cf. fig. 4)

Elle est largement répandue chez les Myrmicinae, bien qu'absente dans plusieurs genres, existe chez toutes les Dorylinae et toutes les Ponerinae étudiées, manque chez les Formicinae (Janet 1898 ; Hölldobler *et al.* 1976 ; Hölldobler et Haskins 1977 ; Hölldobler et Engel 1978 ; Kugler 1978 ; Hölldobler 1982 a). C'est une formation paire formée de quelques cellules glandulaires dont les canaux évacuateurs débouchent dorsalement entre les tergites 6 et 7. Elle est pourvue d'un réservoir chez les Ponerinae mais rarement chez les Myrmicinae.

Elle semble sécréter une phéromone de recrutement chez les Ponerinae comme *Leptogenys chinensis* (Maschwitz et Schönegge 1977) ou *Termitopone laevigata* (Hölldobler et Engel 1978) alors que pour cette dernière espèce Blum (1966) implique l'intestin postérieur. Il se pourrait qu'elle ait un rôle semblable chez une autre Ponérine, *Odontomachus* sp. (Traniello). Des observations approfondies révèlent que ce n'est pas l'anوس mais plutôt l'aire pygidiale qui traîne sur le sol. Hölldobler (1982 a) a obtenu des résultats analogues chez d'autres Ponerinae qui entreprennent des raids de chasse contre d'autres Fourmis (*Cerapachys*, *Sphinctomyrmex*) ou des Termites (*Pachycondyla laevigata*). Nous verrons plus loin son rôle dans ce recrutement particulier qu'est la marche en tandem chez les Ponerinae.

Les glandes pygidiales sont volumineuses chez les Fourmis migratrices, et débouchent dans un vaste réservoir. Ce réservoir s'ouvre directement au-dessus de l'anus et de l'extrémité abdominale. Cette région est munie d'une sorte de brosse qui pourrait bien servir d'applicateur. D'ailleurs des essais préliminaires (Hölldobler et Engel 1978) ont montré que les ouvrières d'*Ectaton* suivent mieux des extraits de glandes pygidiales que des extraits d'intestin postérieur.

La glande sternale (cf. fig. 4)

Hölldobler et Engel (1978) et Jessen *et al.* (1979) ont découvert des glandes intersegmentaires situées dans la région ventrale de l'abdomen d'où le nom de glandes sternales. C'est chez les Ponerinae qu'elles offrent la plus grande diversité. Chez *Paltothyreus tarsatus* par exemple on trouve des cellules glandulaires dont les canaux évacuateurs débouchent directement dans les membranes intersegmentaires car il n'y a pas de réservoir. Hölldobler (1982 a) a pu démontrer que les pourvoyeuses de cette espèce utilisent les sécrétions de ces glandes pour le recrutement et l'orientation. Chez les *Onychomyrmex*, qui appartiennent à la tribu primitive des Ponérines Amblyoponini le contenu d'une glande sternale volumineuse sert à tracer une piste utilisée lors des raids prédateurs et lors des migrations (Hölldobler *et al.* 1982).

Chez des espèces plus évoluées comme les *Myrmica*, Cammaerts (1982) a montré qu'il existe un facteur associé au dernier sternite qui attire les ouvrières et les incite à se déplacer plus vite. Cette phéromone dont l'origine glandulaire n'est pas précisée agit en synergie avec les phéromones de piste élaborées par la glande à poison dont nous parlons plus bas.

Les Formicinae semblent dépourvues de glandes sternales encore que l'on connaisse une formation assez différente chez les Oecophylles dont nous parlerons plus loin. Citons aussi le cas de *Camponotus ephippium* où l'on trouve des cellules glandulaires agencées en deux amas situés à la base du 7^e sternite abdominal. Ces formations sont en relation avec le rectum d'où le nom de *glandes cloacales* que leur a donné Hölldobler (1982 b). Elles sont impliquées dans la sécrétion d'une phéromone de recrutement.

La glande à poison (cf. fig. 4)

L'appareil venimeux des Myrmicines et des Ponérines est formé d'une glande à poison bifide qui sécrète le produit toxique stocké dans le réservoir lui-même connecté à l'aiguillon. Une glande accessoire, la glande de Dufour, est annexée à l'appareil venimeux (Maschwitz et Kloft 1971 ; Blum et Hermann 1978).

La glande à poison constitue la plus importante source de phéromones de piste chez les Myrmicinae (Blum 1974). Nous avons déjà indiqué comment la phéromone s'écoule le long de l'aiguillon dévaginé chez la Fourmi de feu américaine. L'observation a été souvent répétée ; par exemple Moser et Blum (1963), étudiant la Fourmi champignonniste *Atta texana*, notent que les ouvrières font saillir leur aiguillon périodiquement et recourbent leur abdomen vers le sol lorsqu'elles reviennent de leur récolte de feuilles. La substance en cause est un liquide clair, visqueux, fortement alcalin, sécrété par les glandes à poison et conservé dans le réservoir. L'analyse de ce liquide a révélé une structure très complexe. Tumlinson *et al.* (1971) ont pu en isoler et en identifier la première phéromone de piste ; il s'agit du méthyl-4 méthylpyrrole-2 carboxylate. 3,7 kilos de Fourmis ont été nécessaires pour extraire 150 μg de ce produit actif à des doses incroyablement faibles puisque $3,48 \cdot 10^8$ mol/cm suffisent pour provoquer une réponse. Théoriquement 0,32 mg de cette phéromone peut tracer une piste tout le long de l'équateur ! La même substance a été trouvée chez une autre Attine, *Atta cephalotes* (Riley *et al.* 1974).

Les *Monomorium* sont connues aussi pour élaborer des phéromones de piste dans leur glande à poison (Blum 1966). Ritter *et al.* (1973, 1977, 1981) ont isolé des alcaloïdes dérivés de la pyrrolidine ou de l'indolizine qu'ils ont baptisés les *monomorines*. Ces substances sont assez voisines de la phéromone des *Atta* (fig. 69). Les plus actives sont la monomorine I (*cis* méthyl-5 butyl-3 octahydroindolizine) et la monomorine III (*trans* pentyl-2 hexenyl-5,5' pyrrolidine). Selon la quantité de substance testée, la distance entre la cible et la Fourmi, l'usage séparé ou conjugué des deux monomori-

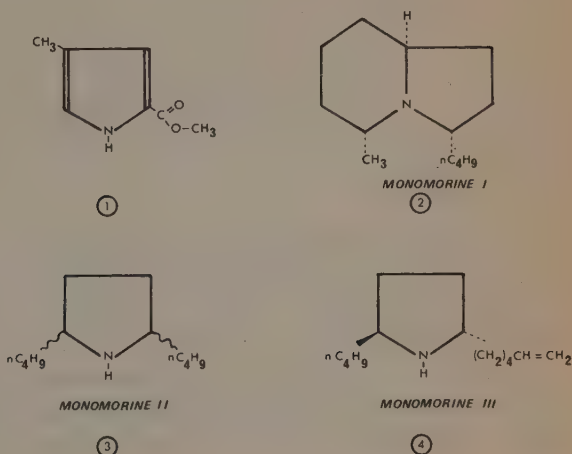


Fig. 69 : Les monomorines, phéromones de piste des *Monomorium*. Ce sont des alcaloïdes dérivés de la pyrrolidine ou de l'indolizine. Les plus actives sont la I et la III (d'après Parry et Morgan, 1979).

nes, les effets observés sont différents : attraction, répulsion, arrêt, alarme. La même quantité de phéromone qui attire les Fourmis à distance peut les arrêter et même les refouler lorsqu'elles parviennent à son contact. D'autres pyrrolidines ont été isolées par Schmitz *et al.* (1981) ; elles déterminent aussi des pistes suivies par les ouvrières.

Les *Tetramorium* (Blum et Ross 1965), les *Manica* et les *Myrmica* (Blum 1974 ; Cammaerts-Tricot 1974 a, b) réagissent également à leurs glandes à poison. Pour ces dernières nous verrons plus loin les interférences qui existent entre glande à poison et glande de Dufour ; grâce au jeu de divers muscles la glande à poison peut d'ailleurs être fermée, permettant au contenu de la glande de Dufour de s'écouler séparément (Hermann et Blum 1968). La phéromone des *Myrmica* a été isolée par Evershed *et al.* (1981, 1982) ; il s'agit de l'éthyl-3 diméthyl-2,5 pyrazine dont il existe environ 5,8 nanogrammes (10^{-9} g) par glande à poison. Elle existe chez huit espèces de *Myrmica* des régions tempérées mais aussi chez une champignonnette tropicale, *Atta sexdens rubropilosa* (Cross *et al.* 1979), ce qui indique une extraordinaire économie dans l'emploi des substances chimiques par les Fourmis ! Une piste artificielle tracée avec ce produit à raison de 31 picogrammes (10^{-12} g) par centimètre, est allègrement suivie par les ouvrières des huit espèces de *Myrmica*.

La glande de Dufour (cf. fig. 4)

Nous avons déjà parlé des *Solenopsis* qui déposent un matériel originare de la glande de Dufour. L'analyse chimique vient d'en être faite par Williams H.J. *et al.* (1981) pour la phéromone de *Solenopsis invicta* ; il s'agit du z,z,z, - allofarnesène (2z, 4z, 6z - triméthyl - 2, 6, 10 dodécatétraène - 2, 4, 6, 10). Les quantités en jeu sont infimes : de l'ordre de 100 à 500 picogrammes pour 1 centimètre de piste mais des concentrations de l'ordre de 5 femto-grammes (10^{-15} g) sont décelables par l'ouvrière. Avec 1 mg de phéromone il serait ainsi théoriquement possible de faire accomplir à une ouvrière deux millions de kilomètres soit près de 50 fois le tour de la terre à l'équateur.

Pogonomyrmex badius dont on parlera à propos du choix du système d'orientation, produit elle aussi sa phéromone de piste à l'aide de la glande de Dufour (Hölldobler 1971 c ; Hölldobler et Wilson 1970). Il en est de même chez *Pheidole fallax* (Wilson 1963).

La Fourmi du Pharaon (*Monomorium pharaonis*), chez laquelle nous avons évoqué l'existence des monomorines produites par la glande à poison, élabore une autre phéromone de piste grâce cette fois à sa glande de Dufour.

Il s'agit d'un terpénoïde appelé faranal par Ritter *et al.* (1981). Un pico-gramme par centimètre suffit à induire le comportement de piste. Sa structure est remarquable en ce sens que son squelette carboné offre une grande ressemblance avec celui d'une hormone juvénile.

La glande tibiale (cf. fig. 4)

Toutes les phéromones de piste étudiées jusqu'à présent étaient élaborées par des glandes situées dans l'abdomen. Pourtant Wasmann dès 1899 avait émis l'hypothèse d'une odeur laissée par les pattes. Goetsch (1934) observant le retour au nid de *Crematogaster scutellaris* avait noté que l'abdomen ne touche jamais le sol et que la Fourmi exécute une sorte de danse en repliant ses pattes postérieures. Ce n'est qu'en 1968 que Leuthold aux U.S.A. et Fletcher et Brand en Afrique du Sud apportent la preuve de l'existence d'une piste chimique laissée par les pattes postérieures chez les *Crematogaster*. Leuthold utilisant les méthodes classiques d'extraits fabriqués à partir de diverses régions du corps d'un *Crematogaster* de Virginie, *C. ashmeadi*, montre que seuls les tibias des pattes postérieures induisent le comportement de piste. Au niveau de ces tibias des cellules sécrétrices tapissent le tendon qui règle le mouvement des griffes terminant la patte. Ce tendon est creux formant un réservoir dans le tibia, prolongé par un conduit jusqu'à l'extrémité des pattes (fig. 70). Pasteels *et al.* (1970) ont vu en microscopie à balayage l'orifice de la glande tibiale entre les griffes. L'écoulement de la phéromone est assuré par la traction de muscles particuliers sur le tendon et par des mouvements redressant les griffes ce qui assure un contact de la phéromone avec le sol.

d) Persistance des pistes

Elle est très variable selon les espèces, la nature du substrat et les conditions climatiques.

La piste de *Tetramorium guineense* est rapidement effacée par la pluie (Blum et Ross 1965). Au fur et à mesure qu'elle devient humide les ouvrières se dispersent. Sur du papier non absorbant elle persiste sept jours à 28°.

Celle d'*Atta texana* (Moser et Blum 1963) ne s'efface qu'au cours de fortes pluies. A la température du laboratoire elle reste efficace de six à douze jours.

La persistance peut être beaucoup plus faible. Wilson (1962 a) note que la piste de *Solenopsis saevissima* déposée sur du verre n'agit que de 3,5 à 7

minutes ; déposée sur du papier buvard elle dure 20 minutes. Celle de *Monomorium minimum* est active 2,5 heures et celle de *M. pharaonis* 24 heures (Blum 1966).

Une piste desséchée et inactive de *Lasius fuliginosus* (Hangartner 1967) retrouve son efficacité après humidification.

Des recherches plus systématiques ont été effectuées chez les Dorylines qui entreprennent de long raids dans la forêt tropicale soit pour capturer des proies soit pour changer de bivouac. Schneirla et Brown (1950) et Rettenmeyer (1963) rapportent qu'une même piste peut être réutilisée jusqu'à cinq semaines après un premier usage par divers *Eciton*. Ce matériel favorable a été étudié en détail par Torgerson et Akre (1970) ; quatre facteurs sont importants :

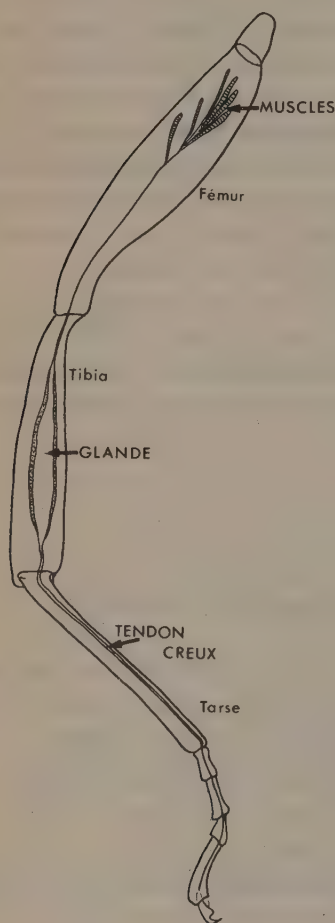


Fig. 70 : Chez les *Crematogaster* la glande sécrétrice de la phéromone de piste est logée dans le tibia des pattes postérieures. La substance volatile s'écoule le long du tendon creux jusqu'à un orifice situé entre les griffes (d'après Leuthold, 1968).

- Le substrat : les pistes établies sur un substrat poreux et absorbant tel que lianes, racines ou bois sont plus stables et plus durables que celles tracées sur le sol, les feuilles de la litière ou des roches ;

- Nature des espèces : les espèces qui nichent en surface comme *Eciton hamatum* ou *E. burchelli* ont une piste plus tenace que les espèces à nids souterrains ;

- Nature du déplacement : les pistes d'émigration menant à un nouveau bivouac sont toujours plus persistantes que celles des raids de chasse. Ceci est vraisemblablement dû au nombre beaucoup plus important d'ouvrières fréquentant la piste dans la première situation. En effet, au laboratoire la piste établie par le passage de 1 800 ouvrières de diverses espèces persiste de 14 à 32 heures. Etablie par le passage de 3 600 ouvrières des mêmes espèces elle durera 17 à 44 heures ;

- Conditions climatiques : il existe une corrélation nette entre le régime des pluies et la durée des pistes. En saison sèche la piste dure environ deux fois plus longtemps qu'en saison humide. Il suffit d'ailleurs de protéger la piste par un toit d'aluminium pour augmenter sa longévité.

Au total les chiffres obtenus par Torgerson et Akre sont nettement moins élevés que ceux des auteurs précédents. Dans les meilleures conditions, c'est-à-dire tracée sur un substrat poreux, en saison sèche, par une espèce épigée lors d'une émigration, la piste ne persiste que 6 à 9 jours. Dans des conditions moins favorables elle n'est efficace que 2 à 3 jours.

e) Le polymorphisme et la phéromone de piste

L'existence d'un important polymorphisme chez les Formicidae a amené plusieurs chercheurs à se pencher sur un éventuel polymorphisme biochimique (Crewe 1973). Un bon exemple est offert par *Pheidole fallax* (Law et al 1965). Chez cette espèce la phéromone de piste est produite par la glande de Dufour des ouvrières *minor*, les soldats n'intervenant pas dans le traçage de la piste. Chez *Pheidole militicida* (Hölldobler et Möglich 1980) il semble que la fonction « orientation » de la phéromone de piste soit assurée par la glande à poison et non la glande de Dufour. Les soldats suivent parfaitement une piste artificielle tracée à l'aide du contenu de la glande à poison d'une ouvrière. Au contraire la situation inverse donne des résultats négatifs. Seule l'ouvrière est capable de tracer une piste. Il ne faut toutefois pas généraliser puisque les soldats des Fourmis migratrices du genre *Eciton* sont parfaitement capables de tracer une piste attractive qui sera suivie par les ouvrières (Topoff et al 1973).

D'autres auteurs ont comparé la reine et les ouvrières de diverses espèces dans leur capacité à suivre ou à marquer la piste. Le plus souvent les reines semblent capables de tracer une piste. C'est le cas des femelles de *Lasius fuliginosus* (Hangartner 1967) de *Crematogaster peringueyi* (Crewe 1973), ou de *Neivamyrmex* (Watkins *et al.* 1967).

Par contre celles de *Myrmica rubra* (Cammaerts-Tricot et Verhaegue 1974) ou d'*Eciton hamatum* (Torgerson et Akre 1970) ne produisent que très peu ou pas du tout de phéromones de piste.

Le cas de la Fourmi d'Argentine est particulier (Couret 1978) : la reine suit les pistes, ce qui l'aide beaucoup dans les déménagements fréquents chez cette espèce, mais elle est aussi capable de tracer une piste. Seulement elle utilise des moyens différents de ses ouvrières puisqu'elle ne possède pas de glande de Pavan, organe responsable de l'élaboration de la phéromone de piste chez les Dolichoderinae. On ignore le nom de l'organe en cause : les extraits totaux sont actifs mais pas ceux tirés de l'intestin postérieur, des glandes annexes ou de l'appareil génital.

f) Spécificité de la piste

On connaît depuis longtemps des cas de fourragement où les ouvrières appartenant aux genres *Camponotus* et *Crematogaster* suivent indifféremment la piste tracée par l'une ou l'autre espèce. On peut citer *Camponotus truncatus* et *Crematogaster scutellaris* (Zimmermann 1934), *Camponotus sicheli* et *Crematogaster nouallieri* (Santschi 1919, *Camponotus vitreus* et *Crematogaster vandermeermohri* (Menozzi 1930). Mais l'exemple le mieux connu est le partage d'une piste commune entre *Camponotus lateralis* et *Crematogaster scutellaris* (Géné 1842 ; Emery 1886, 1915 ; Goetsch 1951, 1953 ; Kaudewitz 1955 et Baroni-Urbani 1969). Selon le dernier auteur *Camponotus* suit la piste tracée par *Crematogaster* pour parvenir à une source de nourriture commune aux deux espèces. Le *Camponote* par exemple continue à circuler sur cette piste la nuit, lorsque le *Crematogaster* est déjà rentré au nid. Il faut noter que ces divers « couples » de Fourmis se ressemblent beaucoup par la couleur : la tête et l'avant du thorax sont rouges, le reste du corps étant noir.

Ce comportement pose le problème de la spécificité de la piste. Les résultats sont hétérogènes d'une espèce à l'autre et, pour une même espèce, d'un auteur à l'autre. Ainsi Wilson et Pavan (1959) établissent que les pistes sont strictement spécifiques chez cinq Dolichoderinae : *Monacis bispinosa*, *Liometopum occidentale*, *Iridomyrmex humilis*, *I. pruinosus* et *Tapinoma sessile*. La même recherche entreprise chez *Tapinoma erraticum*, *T. nigerri-*

mum et *Iridomyrmex humilis* aboutit à des résultats très différents (Couret et Passera 1979) : les ouvrières des trois espèces peuvent suivre la trace émise par une ouvrière de leur propre espèce d'un nid différent mais aussi par une ouvrière appartenant aux deux autres espèces observées. Mais l'aptitude à suivre varie : le meilleur résultat est obtenu pour une piste tracée par une ouvrière du même nid, puis par une ouvrière de la même espèce mais d'un nid différent, ensuite par une ouvrière du même genre mais d'une espèce différente, enfin par une ouvrière d'un genre différent.

Quatre espèces de *Solenopsis* ont été étudiées par Wilson (1962 a), Blum et Ross (1965), Jouvenaz *et al.* (1978), Barlin *et al.* (1976 a) avec des résultats variables. Les travaux les plus récents indiquent que chaque espèce répond en général beaucoup mieux à sa propre phéromone mais que la spécificité n'est pas aussi marquée que ne le prétend Wilson.

Blum et Wilson (1964) testent la piste de *Myrmelachista ramulorum* (Formicinae) sur deux espèces de Myrmicinae (*Solenopsis geminata* et *Pheidole fallax*), des espèces de Dolichoderinae (*Tapinoma melanocephalum* et *Iridomyrmex melleus*) et une espèce de Formicinae (*Paratrechina longicornis*). Aucune des cinq Fourmis ne suit la piste de *M. ramulorum*.

Blum *et al.* (1964) utilisent cinq Myrmicinae : *Cyphomyrmex rimosus*, *Tachymyrmex septentrionalis*, *Acromyrmex octospinosus*, *Atta cephalotes* et *Atta texana*. *Cyphomyrmex rimosus* ne suit pas la trace d'*Acromyrmex octospinosus* ni celle d'*Atta cephalotes*. Inversement ces deux espèces ne suivent pas la piste de *Cyphomyrmex rimosus*. Enfin *Atta texana* ne suit pas la piste d'*Atta cephalotes* mais cette dernière suit celle d'*Atta texana*.

Blum et Ross (1965) montrent que *Tetramorium caespitum* est strictement spécifique contrairement à *Tetramorium guineense*, *Atta texana* et *Tachymyrmex septentrionalis*. *Lasius fuliginosus* (Hangartner 1967) trace une piste qu'elle est la seule à pouvoir suivre. Par contre elle peut lire la piste de très nombreuses autres Formicinae. Une spécificité partielle existe chez *Eciton* (Torgerson et Akre 1970) et *Monomorium pharaonis* (Blum 1966).

Assez comparables sont les résultats de Barlin *et al.* (1976 b) obtenus chez des espèces du genre *Camponotus*. Des extraits de l'intestin postérieur de *C. americanus* et de *C. socius* sont suivis par les ouvrières de *C. pennsylvanicus*, mais cette dernière espèce refuse de suivre les extraits préparés avec *C. rasilis*, *C. castaneus*, *C. impressus*, *C. floridanus* ou *C. nearticus*.

Chez les *Myrmica* des régions tempérées les phéromones qui marquent la piste comprennent des composants spécifiques et d'autres qui ne le sont pas (Cammaerts 1982). Ainsi chez huit espèces de *Myrmica* la phéromone attractive, isolée à partir de la sécrétion de la glande à poison, est l'éthyl-3 diméthyl-2,5 pyrazine. Mais on sait qu'une sécrétion recueillie sur le dernier

sternite de ces Fourmis agit en synergie avec la sécrétion de la glande à poison. Or cette phéromone testée sur cinq espèces de *Myrmica* est spécifique.

La spécificité présente des avantages indéniables lorsqu'il s'agit d'espèces occupant le même territoire. C'est le cas de six *Pheidole* du désert de l'Arizona, *P. militica*, *P. desertorum*, *P. rugulosa*, *P. sciophila*, *P. tucsonica*, *P. vallicola* qui ne suivent rigoureusement que leur propre piste, évitant par là toute erreur d'orientation (Hölldobler et Möglich 1980).

La spécificité la plus remarquable est celle rencontrée chez *Lasius neonerger* par Traniello (1980). Chez cette espèce les ouvrières d'un nid donné ne suivent que la piste établie par les ouvrières de leur propre société. Cette spécificité intracoloniaire repose peut-être sur des différences de régime alimentaire d'un nid à l'autre.

Le phénomène n'est pas simple à interpréter et il semble difficile d'en tirer une loi générale compte tenu des résultats contradictoires. Il semble toutefois que plus les espèces sont proches phylogénétiquement, plus il y a de chances pour que leurs phéromones de piste soient communes au moins pour certains composants.

La reconnaissance des pistes s'étend à l'ensemble des Insectes qui fréquentent le nid. On sait en effet que de nombreux hôtes trouvent dans l'intimité de la fourmilière le gîte et le couvert. Ces myrmécophiles sont particulièrement fréquents dans les sociétés gigantesques de Fourmis migratrices. Akre et Rettenmeyer (1968) leur ont fait subir des tests concernant la phéromone de piste. Presque tous sont capables de suivre la piste de leur Fourmi d'accueil, ce qui leur permet de participer aux raids d'émigration sans difficulté. Ils sont même plus capables que les Fourmis elles-mêmes de différencier des pistes appartenant à des espèces différentes.

De même les ouvrières de la minuscule *Formicoxenus nitidulus* qui niche exclusivement dans les flancs du dôme de la Fourmi des bois *Formica rufa* suivent volontiers les pistes tracées par leur hôte (Elgert et Rosengren 1977 b).

L'orientation chimique telle que nous venons de l'envisager montre que les recherches sont parvenues à donner une image assez complète du phénomène biologique. Elles pèchent par contre pour ce qui concerne la connaissance chimique du phénomène.

La phéromone de piste est en effet toujours présente en très petite quantité mélangée à d'autres composés organiques. Les difficultés sont illustrées par le petit nombre de phéromones qui ont été identifiées.

De toutes les possibilités que nous venons d'énumérer seules les orientations astronomiques, terrestres et chimiques sont couramment employées. A

travers divers exemples nous allons voir comment les Fourmis évoluent dans leur choix stratégique de manière à tirer le meilleur parti d'une situation donnée.

VII. LE CHOIX ENTRE DEUX REPÈRES, TOUS DEUX VISUELS

Contrairement à la plupart des Fourmis, les *Cataglyphis* n'utilisent jamais de repères odorants. Ils utilisent essentiellement des repères visuels terrestres et astronomiques. Les travaux de Wehner depuis 1968 et ceux de ses collaborateurs (Burkhalter 1972 ; Duelli 1972 ; Duelli et Wehner 1973 ; Harkness et Wehner 1977 ; Menzel et Wehner 1970 ; Wehner et Duelli 1971 ; Wehner et Flatt 1972 ; Wehner *et al.* 1970...) ont fait de l'orientation astronomique des *Cataglyphis* une référence qui fait autorité.

Les *Cataglyphis* sont des Fourmis adaptées à la vie désertique ou semi-désertique. On les trouve dans les régions arides de l'Afrique du Nord, du Moyen-Orient ou de l'Europe du Sud. Leur course extrêmement rapide (1,1 à 2,8 m/s selon Bernard 1981) avec l'abdomen redressé comme un dard les fait reconnaître au premier coup d'œil. Elles courent sur le sable aux heures les plus chaudes de la journée ; cette activité peu conforme aux habitudes du pays à une heure plus propice à la sieste leur vaut d'être désignées, non sans malice, « les Anglais » par les paysans grecs.

Les *Cataglyphis* s'orientent exclusivement à l'aide de repères optiques. En effet ils patrouillent individuellement, ne formant jamais de routes stables fréquentées par des colonnes. Chaque ouvrière entreprend de cinq à dix expéditions chaque jour ce qui donne un total de 1 500 à 2 000 expéditions quotidiennes pour un nid moyen (Harkness 1977). Ils récoltent essentiellement des cadavres d'Insectes et les sécrétions des plantes.

En cherchant sa nourriture *C. bicolor* suit des chemins compliqués. Quand il a trouvé une proie il retourne vers son nid en ligne droite sur une distance qui peut atteindre 150 mètres. Lors des prochaines sorties il se dirige droit sur la source de nourriture qu'il a donc conservée en mémoire. La quasi absence de repères terrestres dans les étendues sableuses fréquentées par les *Cataglyphis* en Tunisie, où sont menées les expériences, amène les auteurs à mettre en cause un repérage astronomique.

Lorsqu'un animal a appris la direction d'une source de nourriture on le transfère à 25 mètres de cette nourriture dès qu'il y parvient et on le relâche.

La direction qu'il prend alors est *parallèle* à celle qui le conduirait au nid à partir de la source de nourriture. Il va ainsi accomplir en ligne droite un trajet sensiblement égal au trajet initial. Parvenu aux alentours de ce qu'il espère être l'entrée du nid, il entame des trajets circulaires de rayons de plus en plus grands centrés autour de l'emplacement théorique du nid. Cela veut dire qu'à une direction d'aller α (angle entre l'azimut du soleil et celui de l'aller) suit une direction de retour qui lui est opposée : $\beta = 180^\circ - \alpha$. L'erreur commise est de l'ordre de $0,9^\circ$, donc pratiquement négligeable.

Se pose à présent le problème de la compensation du mouvement solaire puisque la Fourmi retrouve la source de nourriture à plusieurs heures d'écart : on recommence l'expérience précédente mais cette fois la Fourmi est maintenue captive dans l'obscurité pendant 3 h 30. Libérée elle prendra la même direction de retour qu'elle avait prise lorsqu'on l'avait lâchée immédiatement. Pourtant en 3 h 30 le soleil a parcouru un angle de 53° . Si le *Cataglyphis*, ne tenait pas compte de cette progression il prendrait une direction qui dévierait de 53° . Les *Cataglyphis* présentent donc une orientation ménotaxique avec compensation du mouvement solaire. La mémoire de la direction astronomique est longue puisqu'elle peut durer deux à trois jours (Wehner et Duelli 1971).

Il est possible d'amener une fourrageuse de *Cataglyphis bicolor* à s'orienter d'après des repères terrestres : un carton noir est placé à côté de la source de nourriture ; lorsque l'ouvrière a appris à situer la source de nourriture on la déplace ainsi que le carton. L'ouvrière se dirige d'abord vers le point où elle a été récompensée précédemment sans rien y trouver (orientation astronomique) puis vers le carton (repère terrestre). On peut alors faire jouer la concurrence entre les deux types d'orientation de la façon suivante : le repère visuel est situé à un point 0° . On apprend trois fois aux Fourmis à suivre la direction 0° . Au 4^e parcours le repère est déplacé de 60° . Les Fourmis l'ignorent et continuent à se rendre au point 0° . Pour les parcours n^{os} 5, 6, 7, 8, 9, le repère terrestre est placé alternativement aux points 0° et 60° . On note que les ouvrières dévient alors leur chemin de plus en plus vers le repère, si bien qu'au 9^e parcours elles le rallient presque en ligne droite. Les *Cataglyphis* montrent donc une certaine difficulté à s'orienter sur des repères terrestres et préfèrent sûrement la direction définie par la position solaire. D'ailleurs la connaissance du terrain semble faible. Alors que ces Fourmis chassent couramment à 150 mètres du nid elles n'en retrouvent plus le chemin si elles sont transportées à plus de cinq mètres de l'entrée.

Des investigations analogues menées sur la même espèce, mais cette fois en Israël (Wehner et Menzel 1969) conduisent à des résultats sensiblement différents : cette fois, les repères terrestres s'avèrent les plus importants ; des

Fourmis capturées à l'entrée du nid et relâchées à 40 mètres dans une autre direction retrouvent toutes leur gîte. Ce n'est que très loin du nid qu'elles s'orientent sur le soleil.

Dans le massif de l'Aïr (République du Niger) les *Cataglyphis* vivent dans des vallées à fond plat parsemées d'acacias et encadrées d'escarpements rocheux (Délye 1974). Les repères topographiques sont nombreux et là aussi *C. bicolor* les utilise dans un rayon de 10 à 20 mètres autour du nid ; une ouvrière capturée puis relâchée à 40 mètres de l'ouverture part selon une ligne droite parallèle à la direction de retour (repérage astronomique) puis parvenue à 15 ou 20 mètres entreprend une recherche assez désordonnée qui la conduit au but. Or les changements de direction successifs de la fin du parcours se produisent presque toujours au voisinage d'un arbre.

Ainsi la préférence de *C. bicolor* pour tel ou tel système d'orientation dépend beaucoup de l'environnement, du biotope fréquenté. En Tunisie, sur terrain plat et presque nu l'orientation astronomique est la seule efficace. En Israël ou au Niger, la végétation plus abondante, l'existence de rochers favorisent l'utilisation des repères terrestres sur une distance importante.

Les facultés d'adaptation à des conditions écologiques variées font que les *Cataglyphis* sont rarement pris au dépourvu. Wehner et Duelli (1971) en apportent une preuve supplémentaire en étudiant l'orientation nocturne. Ils distinguent quatre éventualités auxquelles les Fourmis répondent par autant de comportements :

- nuit sans lune : les Fourmis s'orientent par rapport au vent ;
- nuit avec lune : si l'intensité lumineuse est inférieure à 1 lux les ouvrières s'orientent sur la lune comme elles le font de jour sur le soleil ;
- crépuscule faible ($1 < \text{intensité lumineuse} < 350 \text{ lux}$) ; dans ce cas les Fourmis s'orientent d'après la direction du vent, que la lune soit visible ou non ;
- crépuscule fort ($350 < \text{intensité lumineuse} < 5\,000 \text{ lux}$) qui correspond à la demi-heure qui précède ou suit l'apparition ou la disparition du soleil. Les Fourmis s'orientent alors selon la lumière polarisée du ciel.

Il faut vraiment des circonstances exceptionnelles pour que les *Cataglyphis* soient dépourvus de solution. Le cas s'est présenté le 30 juin 1973 au cours d'une éclipse de soleil visible dans le massif de l'Aïr au Niger. Délye (1973, 1974) a pu suivre ce jour-là le comportement d'orientation de *C. bicolor*. Les repères topographiques habituels sont supprimés car les Fourmis soumises à l'expérience ont été capturées, transportées 200 mètres plus loin puis emprisonnées à l'obscurité pour être relâchées au moment de l'éclipse. Elles n'ont donc plus à leur disposition que les repères célestes : soleil et plans de polarisation de la lumière céleste. Tant que l'éclipse est partielle les

Fourmis sont capables de se diriger avec précision. Au contraire, pendant l'éclipse totale, les ouvrières s'immobilisent jusqu'à la réapparition du soleil. Délye suppose qu'en raison de la faible luminosité elles sont alors incapables de détecter les plans de polarisation dans le ciel et sont donc désorientées.

VIII. LE CHOIX ENTRE DEUX REPÈRES, L'UN VISUEL, L'AUTRE CHIMIQUE

La composante chimique est rarement absente de l'orientation. Elle vient souvent en concurrence avec l'emploi de repères topographiques. C'est le cas de divers *Camponotus* ou de *Pheidole*.

Traniello (1977) teste l'orientation de *Camponotus pennsylvanicus* en faisant circuler les ouvrières dans une arène circulaire dont le fond mobile peut être remplacé. En l'absence de tout repère visuel, ce sont des repères chimiques qui orientent les Fourmis vers la nourriture. L'auteur peut d'ailleurs tracer une piste à l'aide du contenu de l'intestin postérieur qui sera suivie par les Fourmis même après rotation à 180° de l'arène. Si la piste chimique est effacée, les Fourmis qui en sont à leur deuxième ou troisième voyage de ravitaillement s'orientent désormais sur des repères visuels tels que des bandes blanches et noires. Ces ouvrières expérimentées ont gardé le souvenir des repères topographiques entrevus lors du premier voyage.

Camponotus modoc vit dans les forêts de séquoias géants où il trace des pistes à caractère pérenne (David et Wood 1980). Des expériences au cours desquelles la piste est effacée ou bien la mise en place de caches dissimulant la végétation montrent que ces Fourmis utilisent un double système de repérage chimique et visuel. Si les signaux chimiques sont éliminés (en remplaçant la litière marquée par une litière de feuilles « vierge ») les Fourmis reconstituent le sentier en s'orientant à partir de signaux visuels. C'est peut-être là l'explication de la persistance des pistes après l'interruption hivernale : il paraît en effet peu probable que la piste chimique persiste de nombreux mois. Au printemps les Fourmis retrouvent la vieille piste grâce à des repères visuels.

La situation est assez comparable chez *Pheidole militicida*, Fourmi granivore des déserts de l'Arizona (Hölldobler et Möglich 1980). Elle trace des routes de forme arborescente dont les « troncs » larges de 2 cm mesurent couramment plus de 30 m de long. Ces troncs persistent au moins plusieurs jours et parfois plusieurs semaines alors que les « branches » qui leur font

suite sont bien plus fugaces. La pérennité des « troncs » est due à l'utilisation conjointe de signaux chimiques déposés sur la piste et de repères visuels.

Piste chimique

Sa réalité est prouvée par la possibilité de créer des pistes artificielles à l'aide du contenu de la glande à poison.

Repères visuels

Lorsque l'on gratte le sol de la piste sur deux cm de profondeur et sur toute sa largeur on modifie à peine le trajet suivi par les ouvrières qui suivent en fait une route parallèle à l'ancienne piste. Par contre si en plus de la manœuvre précédente on arrache aussi les buissons de 20 à 40 cm de haut qui bordent la piste on interrompt totalement le trafic ou on le détourne. *Pheidole militicida* utilise donc des repères visuels. D'ailleurs Hölldobler et Möglich poursuivent leur démonstration en jalonnant une piste naturelle de pots à fleurs. Lorsque les Fourmis sont habituées à leur nouvel environnement, les pots à fleurs sont légèrement déplacés pendant la nuit tandis que le sol de la piste est enlevé sur deux cm. Le lendemain les Fourmis reconstituent une piste qui longe la nouvelle ligne tracée par les jalons artificiels.

IX. LE CHOIX ENTRE TROIS REPÈRES : ASTRONOMIQUE, TERRESTRE, CHIMIQUE

L'utilisation concurrentielle des trois principaux moyens d'orientation (orientation astronomique, orientation selon des repères terrestres et orientation chimique) se retrouve chez *Pogonomyrmex badius* (Hölldobler 1971 c). Cette Fourmi moissonneuse, commune en Floride, est très agressive envers les habitants des autres sociétés, ce qui exige donc un retour au nid très précis.

Le dispositif expérimental est formé d'une arène circulaire (fig. 71) recouverte de sable. Les Fourmis accèdent à la nourriture placée au centre par un petit trou ouvert sur la périphérie. On note le point de la circonférence atteint par chaque Fourmi qui cherche à regagner son nid.

Lorsque l'on place une lampe à 90° par rapport au trou d'accès au nid (fig. 71a) les Fourmis retrouvent le trou avec une grande précision. Si la lampe est diamétralement déplacée (fig 71b) (à 270°) pendant la prise de

nourriture, on constate que l'ouvrière quittera l'enceinte par un point diamétralement opposé au trou d'entrée (180°). La Fourmi a donc suivi une orientation ménotaxique par rapport à la lampe, ce qui démontre qu'elle s'oriente d'abord sur le soleil.

Toutefois dans cette deuxième partie de l'expérience les Fourmis sont moins précises dans leur parcours que dans la première partie. Ceci suggère que le soleil n'est pas le seul point de repère bien qu'il soit le plus sûr. D'ail-

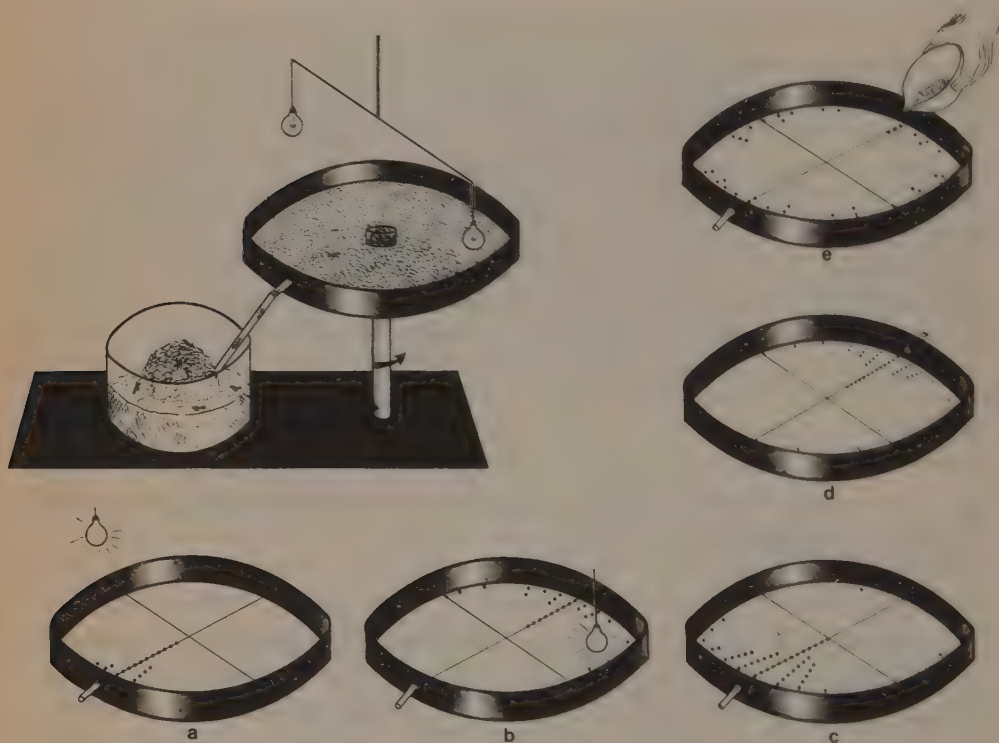


Fig. 71 : L'orientation mixte des pourvoyeuses de *Pogonomyrmex badius*. Les pourvoyeuses ont accès à une arène mobile dont le sol recouvert de sable est éclairé par une ampoule située à 90° par rapport au trou d'entrée. Après s'être nourrie au centre de l'arène, l'ouvrière cherche le trou de sortie. Chaque point noir figure le secteur du cercle où l'ouvrière a tenté de sortir.

a : la lampe est placée à 90° par rapport au trou d'accès ; les Fourmis retrouvent le trou avec une grande précision ; b : si la lampe est diamétralement déplacée pendant que les Fourmis se nourrissent, les ouvrières cherchent à quitter l'enceinte par un point diamétralement opposé au trou d'entrée (repère astronomique) ; c : on supprime les lampes, les Fourmis peuvent encore s'orienter (repère chimique) ; d : on tourne l'enceinte de 180° , le trajet retour des ouvrières tourne aussi de 180° ; e : on verse une deuxième couche de sable dans l'arène qui recouvre la première, les Fourmis sont désorientées (absence de repères astronomiques et chimiques) (modifié d'après Hölldobler, 1971).

leurs si l'on éteint la lampe les Fourmis peuvent encore s'orienter très sûrement (*fig. 71c*). Hölldobler tourne alors l'arène de 180° (*fig. 71d*) par rapport à l'entrée du nid après l'entrée d'une fourrageuse dans l'enceinte : le trajet de retour de la Fourmi tournera lui aussi de 180° avec l'arène. Toutefois si le sable est éparpillé dans l'arène ou recouvert de sable neuf pendant que la Fourmi est au centre, cette dernière est incapable de retrouver le nid (*fig. 71c*). Ces résultats suggèrent que *Pogonomyrmex* utilise aussi une piste chimique. On peut d'ailleurs la reconstituer à l'aide du contenu de la glande de Dufour.

Par contre les repères visuels semblent beaucoup moins utilisés : on place des bandes alternées blanches et noires sur les murs de l'arène que l'on fait agir en concurrence avec la trace chimique ; cette dernière l'emporte toujours. Ce n'est qu'en l'absence de piste que les bandes sont utilisées avec des résultats plutôt médiocres. La possibilité de passer d'un système d'orientation à un autre permet aux Fourmis de choisir la meilleure solution en fonction du terrain exploré et en fonction de leurs habitudes comportementales. Reprenons avec Hölldobler (1976 b) l'étude des *Pogonomyrmex* mais cette fois sur le terrain, dans l'Arizona. *P. barbatus* et *P. rugosus* utilisent un réseau de pistes bien dessinées rayonnant autour du nid et longues de plusieurs dizaines de mètres. Parvenues à l'extrémité de ces pistes les ouvrières se dispersent et fourragent individuellement à la recherche de graines et d'Insectes morts. Quels sont les repères utilisés par ces Fourmis, d'abord sur les pistes ensuite dans l'aire de récolte ?

Des expériences préliminaires montrent que sur les pistes les ouvrières utilisent des repères chimiques et topographiques. Dans l'expérience suivante Hölldobler teste les interactions entre les deux types de marquages : il sélectionne une piste qui serpente dans une herbe déterminant deux secteurs A et B de part et d'autre de la piste (*fig. 72*). L'expérimentateur arrache l'herbe du secteur B et creuse une piste artificielle dans le secteur A qui reproduit les sinuosités de la piste originelle. Il met ainsi en concurrence la piste naturelle qui a conservé le marquage chimique mais qui a perdu les repères topographiques et la piste artificielle qui au contraire est dépourvue de repères chimiques mais qui a acquis les repères visuels terrestres. Dans ces conditions, en cinq minutes 78 ouvrières suivent la piste d'origine et 43 la nouvelle piste, montrant par là que les repères chimiques sont plus importants que les repères topographiques. D'autres observations montrent que sur ces mêmes pistes le repérage astronomique ne joue qu'un rôle minime et n'est utilisé qu'en dernier ressort.

Voyons maintenant ce qui se passe dans l'aire de récolte lorsque les ouvrières de retour au nid veulent reprendre la piste. Cette fois ce sont les

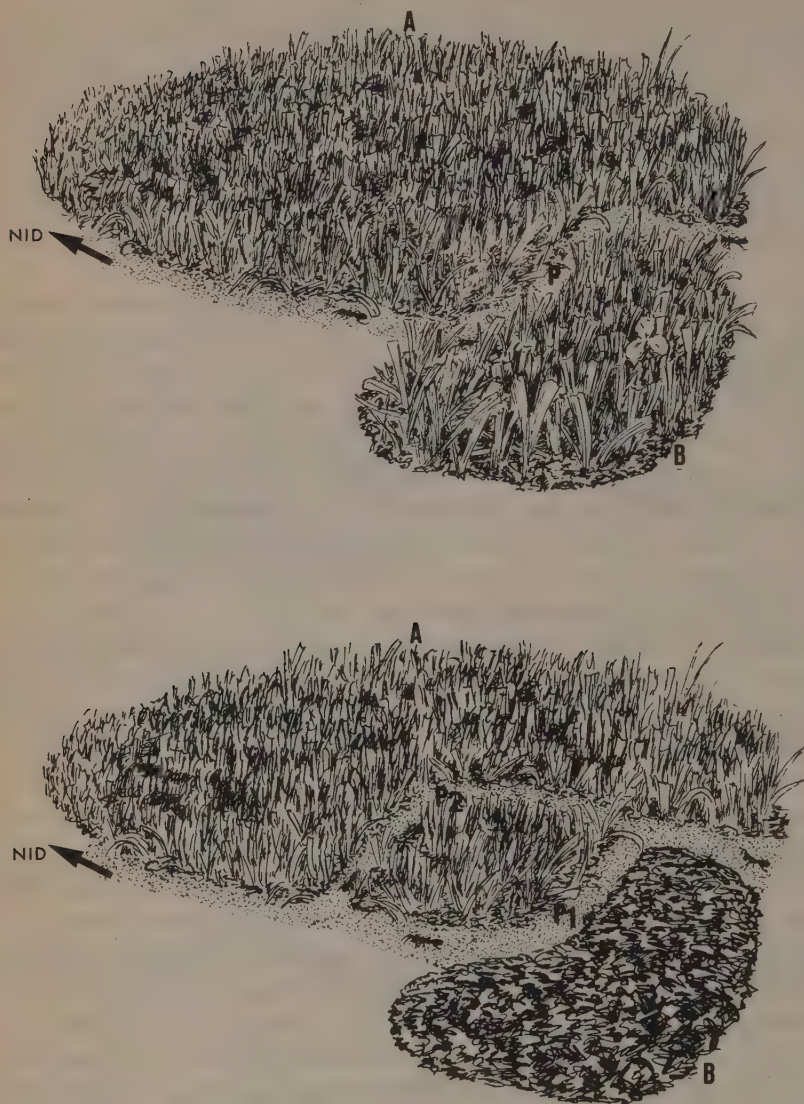


Fig. 72 : La concurrence entre repères topographiques et chimiques chez *Pogonomyrmex badius*. Dans le dessin du haut une piste naturelle (P) serpente sur une pelouse délimitant les secteurs A et B. On rase l'herbe du secteur B et l'on trace une piste artificielle P2 au milieu de A, qui imite la piste primitive dans ses contours (dessin du bas). On met ainsi en concurrence la piste d'origine devenue P1 qui a gardé ses caractéristiques chimiques mais perdu ses repères topographiques et la piste artificielle P2 qui a perdu ses caractéristiques chimiques mais a gardé son environnement d'origine. Les Fourmis préféreront la piste d'origine P1 (modifié d'après Hölldobler, 1976).

repères topographiques qui sont les plus importants : il faut par exemple une moyenne de 0,83 s à 40 ouvrières pour retrouver l'extrémité de la piste dont elles sont éloignées de quatre mètres. Si l'on arrache les deux buissons qui marquent l'extrémité de cette piste il faudra désormais 1,73 s en moyenne pour que les ouvrières la retrouvent.

Au total, chez ces espèces qui tracent des pistes, les ouvrières utilisent en priorité le marquage chimique, puis les repères terrestres et enfin l'orientation astronomique tant qu'elles circulent sur la piste. Parvenues dans l'aire de récolte elles utiliseront de préférence des repères terrestres.

D'autres espèces comme *P. maricopa* quittent le nid individuellement et se dispersent immédiatement dans toutes les directions sans tracer de routes. Hölldobler montre que dans un rayon de 4 à 8 mètres autour du nid elles s'orientent sur des repères topographiques. Plus loin du nid, à 20 mètres par exemple, elles changent de stratégie et se guident sur le soleil ou la lumière polarisée en tenant compte du déplacement apparent du soleil entre le moment où elles quittent le nid et celui où elles le rejoignent. D'ailleurs par temps très couvert *P. maricopa* ne s'aventure pas au-delà d'une dizaine de mètres, c'est-à-dire qu'elle se cantonne à la zone dont elle connaît la topographie.

Ainsi les *Pogonomyrmex* utilisent un système d'orientation qui est adapté à leur écologie et à la nature du terrain.

X. L'APPRENTISSAGE DES REPÈRES ET LEUR VARIATION DANS LE TEMPS

Les *Formica* utilisent, comme nous allons le voir, un éventail très complet de repères ; mais ce qui est nouveau ici c'est que leur utilisation dépend d'un apprentissage et varie avec l'expérience des Fourmis.

Dans un long travail consacré à l'orientation de la Fourmi des bois *Formica rufa*, Jander (1957) a surtout étudié les possibilités de repérage astronomique de cette espèce. En transportant une société sur le toit de son laboratoire il démontre que le jour les ouvrières se repèrent sur le soleil et la nuit sur la lune. De son côté Ayre (1958) parvenait à la même conclusion en ce qui concerne la circulation diurne d'un autre *Formica*, *F. subnitens*. Jander rejette tout d'abord les expériences de Brun sur *Lasius niger* et obtient des résultats différents : cette fois les Fourmis emprisonnées pendant quelques heures sous une boîte se dirigent après leur libération droit vers le nid ; elles

ont donc retenu que pendant leur détention à l'obscurité le soleil avait bougé dans le ciel et qu'il ne fallait donc pas repartir avec l'angle initial mais avec une nouvelle valeur tenant compte du temps écoulé. Refaisant cette expérience chez *Formica rufa* Jander découvre avec surprise que cette navigation élaborée découle d'un apprentissage. En effet lorsque les expériences sont conduites en mars ou avril avec des ouvrières qui ne sont pas encore sorties du nid on constate que ces ouvrières ne tiennent pas compte du mouvement du soleil et font des erreurs de parcours. Au contraire, des ouvrières plus expérimentées, au milieu de l'été tiennent compte du déplacement du soleil et reviennent exactement vers le nid. On peut donc penser que les *Lasius* de Brun qui commettaient l'erreur étaient de jeunes ouvrières.

L'étude de l'orientation vers la lumière des *Formica rufa* révèle d'autres différences en fonction de l'âge. Les jeunes ouvrières qui sortent du nid pour la première fois se dirigent droit vers une source lumineuse. Pour le trajet retour elles tournent le dos à cette même source lumineuse ce qui leur permet de retrouver exactement leur chemin. Il s'agit alors d'une *orientation phototaxique* positive ou négative. Plus tard, lorsqu'elles sont plus expérimentées, les ouvrières sont capables de maintenir un cap faisant un angle déterminé avec la source lumineuse ; il s'agit alors d'une *orientation ménotaxique* qui offre évidemment des possibilités bien supérieures.

Dans ce même travail Jander (1957) établit que *Formica rufa* peut aussi s'orienter sur des repères terrestres comme le supposait Wasmann (1901). Il parvient ainsi à faire effectuer un parcours balisé dans un jardin à des ouvrières. Transportées sur le toit du bâtiment ces mêmes ouvrières sont alors amenées à s'orienter dans une autre direction en utilisant des repères astronomiques. Redescendues au jardin que feront-elles ? Suivre la première piste en utilisant les repères terrestres ou la deuxième en se repérant sur le soleil ? Leur réponse est un compromis entre les deux possibilités, montrant par là qu'elles peuvent utiliser à la fois les deux types de navigation.

Les recherches de Rosengren (1971, 1977 a, b) et Rosengren et Pamilo (1976) sur *Formica polyctena* et *Formica rufa* présentent l'avantage d'être moins artificielles puisqu'elles sont conduites dans les conditions naturelles de la forêt. Leurs travaux reposent sur une première observation : les *Formica* témoignent d'une fidélité importante à la piste qui les mène sur leur terrain de chasse. Dans les forêts finlandaises *F. aquilonia* et *F. polyctena* sont fidèles à la piste sur laquelle on les a trouvées au cours d'une même saison pendant plus de quatre mois et on les y retrouve même après l'hiver. La même constatation peut être faite chez *Formica lugubris* du Jura suisse ; la bonne piste est gardée en mémoire plus de six mois malgré l'hibernation. Voici comment Cherix et Rosengren (1979) ont opéré. Ils « bombent » une

colonne de Fourmis des bois à l'aide de sprays utilisés habituellement pour teindre le cuir. La peinture persiste plus de 11 mois. Il est ainsi facile de marquer assez vite 5 000 à 10 000 fourrageuses par piste. Le marquage est réalisé en août. Au mois de mai et juin de l'année suivante, donc après l'hibernation on capture 500 à 1 000 ouvrières sur chacune des pistes du nid. Le coefficient de fidélité sur piste RF qui rend compte du nombre des Fourmis trouvées sur leur piste d'origine par rapport à celles trouvées sur une mauvaise piste est alors calculé. Selon les échantillons le RF oscille entre 70 et 95 % ce qui signifie qu'au bout de six mois 70 à 95 Fourmis sur 100 d'une piste A se retrouvent sur la piste A. Comme il paraît exclu qu'une piste chimique puisse durer aussi longtemps, surtout sous la neige qui recouvre ces régions durant de longs mois, on est bien obligé d'admettre l'existence d'une mémoire topographique.

Un autre exemple est donné par Hennaut-Riche *et al.* (1979) pour *Lasius fuliginosus*, une Fourmi qui exploite le milieu à partir de pistes très stables tracées depuis son nid en carton. Là encore malgré l'abandon total des pistes en hiver et leur recouvrement par des feuilles mortes les Fourmis retrouvent le tracé de l'année précédente. Ce sont même les Fourmis qui ont permis aux auteurs de retrouver les allumettes qu'ils avaient placées pour baliser la piste !

Toutes les espèces ne sont pas aussi fidèles. Porter et Bowers (1982) rapportent que la champignoniste *Atta colombica* change déjà de piste au bout de 24 heures, la fidélité étant d'ailleurs liée au polymorphisme : les plus fidèles sont les ouvrières *minor* et les plus changeantes les ouvrières *major*.

Revenons aux *Formica* : Rosengren (1971) met à profit l'existence de la fidélité à la piste pour étudier les facteurs responsables de l'orientation. Il sélectionne deux pistes α et β qui quittent un nid de *Formica polyctena* puis fusionnent en un parcours commun $\alpha\beta$. Un écran mesurant 85 cm de haut sur 72 cm de large est placé en travers de la piste β ; il ne gêne pourtant pas le passage des ouvrières car il porte une échancrure au-dessus de la piste. Grâce à des marques colorées Rosengren peut savoir quelles sont les Fourmis qui empruntent habituellement le tronçon α et celles qui empruntent le tronçon β . Or après la mise en place de l'écran il remarque que le trafic augmente sur la piste α et diminue sur β . Des Fourmis appartenant à la piste β , parvenues devant l'écran, font demi-tour, atteignent la jonction $\alpha\beta$ et s'engagent sur la piste α pour faire retour au nid. L'expérience aboutit à des résultats semblables quel que soit l'état du ciel : dégagé ou couvert. Rosengren en conclut que de jour, lors de leur trajet retour, les ouvrières de *F. polyctena* s'orientent selon des repères visuels. Il est vraisemblable que ces repères sont topographiques et qu'ils ont été modifiés par la mise en place de l'écran. La simi-

litude des résultats obtenus par temps dégagé et par temps clair semble exclure un repérage astronomique qui, de plus, n'est pas modifié par l'écran. Pourtant une orientation astronomique est possible dans les conditions suivantes : Rosengren (1971) sélectionne trois pistes quittant un petit nid de *Formica rufa* et par des marques de peinture identifie les ouvrières qui les fréquentent en manifestant la fidélité habituelle. Il enferme alors le nid dans un récipient qui débouche dans une arène munie d'un plafond transparent (fig. 73). Trois tunnels en plastique opaque pourvus d'un plafond en verre s'en échappent en suivant la direction des trois pistes naturelles. De la sorte on soustrait complètement les ouvrières à l'influence de repères topographiques habituels tels que rochers ou touffes d'herbe. Seul le ciel est visible par les plafonds. Les résultats montrent que la fidélité à chacune des pistes est très altérée mais demeure significative. Cela veut dire que privées de leurs repères topographiques sur lesquels les *Formica* s'orientent habituellement elles sont capables d'utiliser alors des repères célestes : soleil ou polarisation du ciel bleu.

La modification des repères utilisés en fonction des circonstances va encore plus loin : Rosengren (1977 b) a aussi étudié les déplacements des Fourmis de nuit ; en effet le ravitaillement n'est pas interrompu pendant les nuits chaudes d'été, il est seulement ralenti. Jander (1957) a montré que les

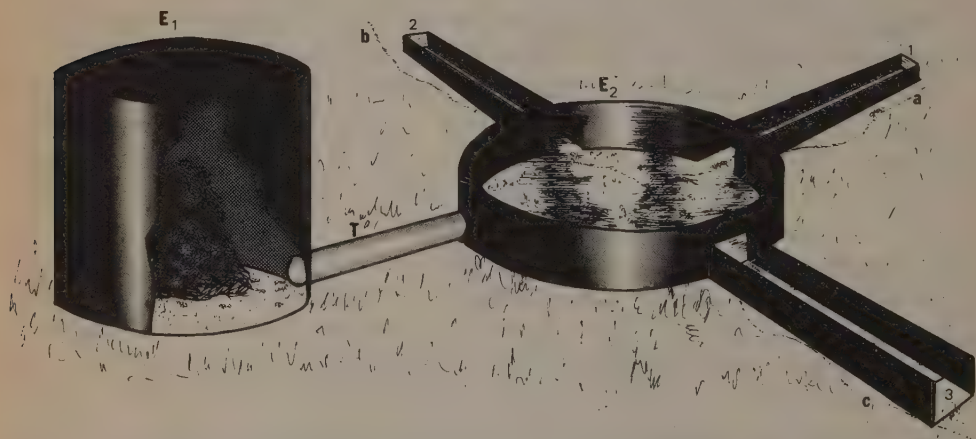


Fig. 73 : Utilisation des repères célestes chez *Formica rufa*. Une coiffe opaque E_1 recouvre entièrement le nid. Un tunnel opaque T permet aux Fourmis de gagner une arène munie d'un plafond transparent. Trois tunnels à plafond transparent s'en échappent; ils suivent chacun une direction parallèle à une piste naturelle. Dans ces conditions les Fourmis sont privées de tous les repères topographiques et chimiques. Or la fidélité aux pistes est maintenue prouvant l'utilisation de repères célestes à travers le plafond des tunnels (d'après les données de Rosengren, 1971).

ouvrières utilisent alors la lune comme repère céleste. Ce n'est pourtant pas la seule possibilité offerte aux pourvoyeuses nocturnes ainsi que l'expose Rosengren. Ses recherches sur *Formica polyctena* dans une forêt proche d'Helsinki ont été conduites par des nuits sans lune et même dans certains cas avec un ciel entièrement bouché par les nuages. Dans ces conditions 7 114 ouvrières fréquentant deux pistes sont marquées de deux couleurs différentes. Les échantillonnages qui ont lieu sur les deux pistes quelque temps plus tard ont permis de capturer des ouvrières marquées : 1 472 l'ont été le jour et 1 103 la nuit. Sur ce total de 2 575 Fourmis marquées, une seule circulait sur une piste qui n'était pas la sienne (de jour). Ainsi la fidélité à la piste a atteint dans ces expériences 100 % tant de jour que de nuit. Or l'absence de lune et le temps couvert font que les ouvrières n'ont pu utiliser ni repères terrestres ni repères célestes. Elles doivent donc mettre en œuvre un mécanisme différent pendant la nuit. Parmi les hypothèses avancées par Rosengren (traces odorantes, action du vent, géoménotaxie, action du champ magnétique, températures différentes du sol des diverses pistes) celle des traces odorantes semble la plus plausible. On sait en effet (Möglich et Hölldobler 1975 ; Horstmann 1976) que les *Formica* déposent des fèces le long des pistes. Selon la qualité de la nourriture exploitée les odeurs pourraient être différentes permettant ainsi de différencier plusieurs pistes. Toutefois le fait que la nature de la nourriture change en fonction de la saison le long d'une piste donnée devrait amener des changements d'odeurs des dépôts. Or la fidélité à la piste n'est pas altérée tout au long de la saison. Il semble difficile pour le moment d'avancer une explication pleinement convaincante pour la circulation pendant les nuits sans lune.

La possibilité des repères olfactifs évoquée par Rosengren a été aussi envisagée par Schneirla (1954), Chauvin (1962, 1964), Markl (1964) ou Meyer (1969). Les études plus spécifiques de Horstmann (1975) et surtout de Henquell (1976) ont conduit à la certitude.

Henquell utilise un dispositif expérimental formé de deux galeries A et B en bois recouvertes de plexiglass formant entre elles un angle de 90°. De la nourriture est déposée dans la galerie A, ce qui amène les ouvrières à y pénétrer. Henquell enlève alors la nourriture et permute les galeries, A prenant la place de B et vice-versa. Elle note que les Fourmis continuent d'emprunter le couloir A bien qu'il ne contienne plus de nourriture et qu'il ait changé d'orientation. Ces résultats amènent à penser que le couloir A a été marqué par des substances chimiques déposées par les Fourmis lors de l'exploitation de la source de nourriture. Les *Formica* ont ainsi une possibilité supplémentaire, d'origine chimique, de s'orienter. Mais alors quelle est l'importance de la trace chimique comparée aux stimuli visuels terrestres ou célestes ?

Henquell (1978) Henquell et Abdi (1981) répondent à cette question par de nouvelles expériences. Cette fois le dispositif expérimental est formé de quatre galeries recouvertes de plexiglass ou de grillage et disposées en croix (fig. 74). Dans une première étape de la nourriture est disposée dans une des branches de la croix, le couloir C2 ; les Fourmis apprennent très rapidement à emprunter ce couloir. Dans une deuxième étape, la nourriture est enlevée et le couloir C2 est permuté avec le couloir C1 jusqu'alors peu fréquenté par les Fourmis. Le couloir C2 s'appellera désormais C'2 et le couloir C1, C'1. Les Fourmis peuvent désormais emprunter C'1 en se fondant sur un ensemble de repères célestes et terrestres. En effet ce couloir est *orienté dans la direction* qui permettait auparavant d'accéder à la nourriture : il possède le caractère D (direction). Mais les Fourmis peuvent aussi s'engager dans le couloir C'2 attirées par des repères d'ordre visuels, chimiques et tactiles puisqu'il était antérieurement fréquenté par les Fourmis qui récoltaient la nourriture. Il a donc été marqué par des substances chimiques déposées par des ouvrières

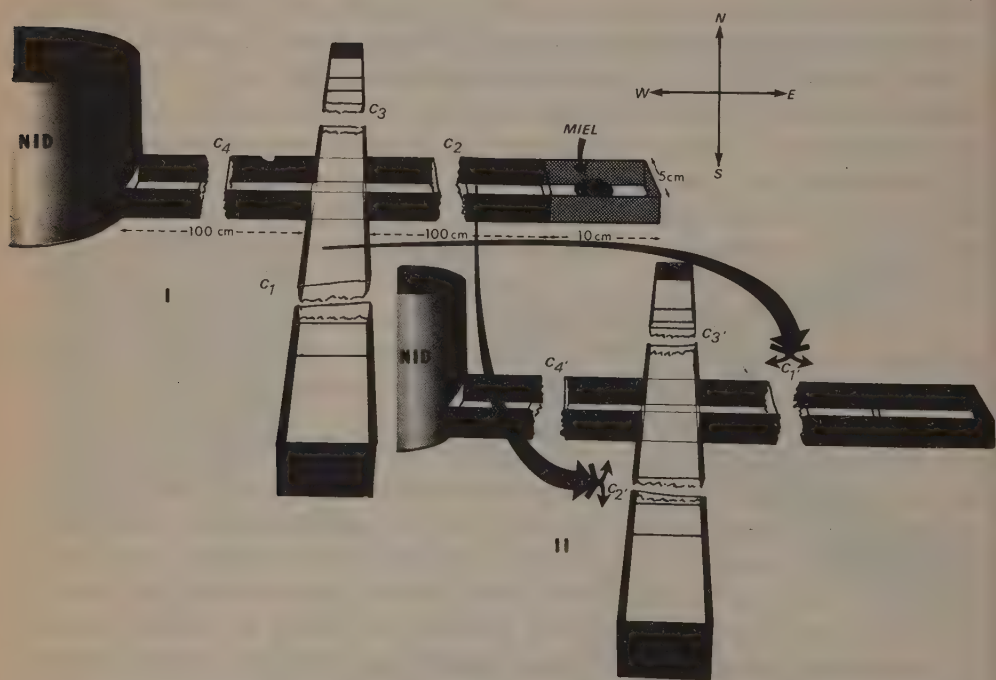


Fig. 74 : Dispositif expérimental permettant de mettre en concurrence les repères directionnels et les repères chimiques chez les Fourmis. I : 1^{re} étape, la source de nourriture (miel) est placée dans l'élément terminal du couloir C2. II : 2^e étape, C2 est mis à la place de C1 et inversement. La nourriture est retirée. Voir les résultats dans le texte (modifié d'après Henquell, 1981).

revenant au nid comme nous venons de le voir. Mais il recèle aussi des repères tactiles ou visuels dus à des éraflures dans le bois ou à d'autres petits accidents. Toutefois ces repères sont mineurs lorsqu'ils sont confrontés à des repères chimiques. Le couloir C'2 est donc surtout caractérisé par le *marquage chimique* (caractère M). Les Fourmis vont-elles préférentiellement s'engager dans le couloir à caractère directionnel ou dans le couloir à caractère chimique ? La réponse n'est pas simple ; elle dépend d'un grand nombre de paramètres tels que l'ensoleillement, la saison, le nombre de Fourmis, la durée du nourrissage préliminaire, etc. Au total 15 paramètres ont été étudiés. L'analyse factorielle des correspondances telle qu'elle a été faite par Henquell et Abdi (1981) montre que l'utilisation des repères chimiques est liée à l'usage des paramètres suivants :

- expériences faites au printemps ;
- expériences se déroulant le matin ;
- durée du nourrissage inférieure à 50 minutes ;
- ciel couvert ;
- température entre 13 et 19° ;
- pression atmosphérique inférieure ou égale à 980 millibars.

Par contre, l'été les Fourmis préfèrent utiliser les repères visuels. Au total ces résultats vont dans le sens d'observations antérieures de Rosengren (1971, 1977 a, b) et Horstmann (1976). Ces auteurs avaient émis l'hypothèse qu'au printemps les ouvrières « expérimentées » qui s'orientent elles-mêmes par rapport aux repères visuels entrevus l'été précédent, déposent des marques chimiques destinées à guider les jeunes ouvrières encore naïves. Dans les expériences d'Henquell et Abdi il semble logique d'admettre que l'association des paramètres « expériences de printemps », « expériences du matin », « faible durée de nourrissage antérieur » puisse être reliée à l'exploitation de la source de nourriture par des ouvrières « inexpérimentées ». Or dans ces conditions la totalité des Fourmis s'oriente par rapport aux repères chimiques. A l'inverse, l'été, les ouvrières ont « appris » à récolter la nourriture. Elles s'orientent désormais sur des repères visuels : l'acquisition d'une expérience individuelle a permis la substitution progressive des repères visuels aux repères chimiques.

On peut désormais esquisser la stratégie utilisée par les *Formica* du moins en ce qui concerne l'orientation diurne. A la sortie de l'hibernation il existe des ouvrières expérimentées capables de retrouver les pistes de l'année précédente grâce à la mémoire qu'elles ont gardée des repères visuels. Elles déposent des marques chimiques qui guident leurs jeunes sœurs moins habiles. En cas de besoin ces ouvrières expérimentées peuvent utiliser aussi les repères célestes.

Par contre les ouvrières naïves du début du printemps apprennent à connaître leur environnement en suivant le balisage chimique déposé par les congénères ; elles sont encore incapables d'utiliser la boussole solaire et les repères terrestres. Leur usage nécessite l'acquisition d'une expérience et un certain apprentissage.

Il ne fait aucun doute que les études modernes sur l'orientation mettront de plus en plus en évidence les possibilités adaptatives remarquables des Fourmis. Non seulement elles sont capables d'apprendre des techniques de plus en plus développées (cas des *Formica rufa*) mais en outre elles changent couramment de méthode en fonction du biotope qu'elles fréquentent (*Cataglyphis*) ou pour un même biotope en fonction des conditions écologiques (*Pogonomyrmex*, *Camponotus*, *Pheidole*).

La communication

Toutes les relations qui unissent les membres d'une même société entre eux et au milieu environnant font l'objet de communications qui transitent par différents canaux sensoriels : acoustique, tactile, visuel, chimique.

I. LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE

Les Fourmis échangent des messages sonores selon deux modalités différentes : certaines utilisent des organes stridulatoires, d'autres qui ne possèdent point d'organes spécifiques se contentent de frapper le sol.

1. EMISSIONS SONORES AVEC ORGANES STRIDULATOIRES

Les stridulations des Fourmis sont connues depuis plus d'un siècle. Sharp (1893), Janet (1894), Raignier (1933) Haskins et Enzmann (1938) sont les premiers à avoir décrit les organes stridulatoires et à avoir noté leur distribution à travers les sous-familles de Formicidae. Markl (1973) les a recherchés chez 1 354 espèces appartenant à 205 genres. Ces organes sont présents chez tous les Pseudomyrmecines étudiées, chez 48 % des Ponérines et chez 83 % des Myrmicines. Ils sont absents dans les autres sous-familles, en particulier les Dolichodérines et les Formicines. C'est donc chez les Myrmicines que nous les étudierons.

a) Caractéristiques morphologiques

L'essentiel est connu depuis les travaux de Janet (1894), les auteurs plus modernes (Kermarrec *et al.* 1976 ; Le Roux 1976, 1977 ; Markl *et al.* 1977) ayant surtout apporté des précisions dans les mesures grâce à l'emploi de la microscopie électronique à balayage.

L'organe stridulatoire est situé à l'articulation du post-pétiole et du gastre qui correspondent respectivement aux troisième et quatrième segments abdominaux. Le post-pétiole porte à sa partie postéro-dorsale un grattoir ou *plectrum* qui vient frotter sur une plaque stridulatoire ou *pars stridens* située à la partie médio-dorsale antérieure du gastre. La plaque stridulatoire se présente sous la forme d'une surface légèrement bombée, porteuse de fines stries très régulièrement espacées (*fig. 75*). Chez l'ouvrière de *Myrmica laevinodis*, il y a ainsi en moyenne 103 stries espacées de 1,45 à 1,50 μm (Le Roux 1976).



Fig. 75 : L'appareil stridulatoire des Fourmis ; il est situé à la jonction pétiole - abdomen et comprend un grattoir (G) actionné par les muscles (M) qui vient frotter sur la plaque stridulatoire (PS) dont on a figuré à droite une vue fortement grossie (d'après Markl, 1968).

Chez *Atta cephalotes* on compte de 78 à 104 stries selon la taille de l'ouvrière, l'espacement variant de 2,3 à 3,3 μm (Markl 1968). Il en est de même chez une autre champignoniste, *Acromyrmex octospinosus* où l'espacement entre stries varie de 2,5 à 5 μm selon la longueur de l'ouvrière. Le nombre de stries peut être beaucoup plus considérable : il atteint une moyenne de 211 chez la Fourmi moissonneuse *Novomessor albisetosus*, l'espacement se réduisant alors à 1,0 μm (Markl et Hölldobler 1978).

Lors des mouvements de stridulation, l'abdomen oscille dans un plan vertical, le grattoir frottant alors sur la plaque striée. Le nombre de stries attaquées varie selon l'ampleur du mouvement de l'abdomen.

b) Analyse du signal acoustique

Nous prendrons pour exemple la stridulation de *Myrmica laevinodis* (Le Roux 1976, 1977). Les enregistrements des signaux de détresse d'une ouvrière que l'on prive de ses mouvements ont lieu en cabine insonorisée à l'aide de microphones et de magnétophones particulièrement sensibles. Les analyses oscillographiques sont réalisées grâce à un oscilloscope à mémoire.

Les séquences de stridulations sont constituées d'une succession de *motifs*, chaque motif est lui-même formé de deux *phonatomes* comportant un certain nombre d'*oscillations élémentaires*. Le premier phonatome d'un motif correspond au mouvement ascendant de l'abdomen, le deuxième au mouvement descendant. Chaque oscillation élémentaire est due au passage du grattoir sur une strie de la plaque stridulatoire.

Les séquences sont bien sûr différentes non seulement d'une espèce à une autre mais aussi à l'intérieur d'une même espèce et même pour une même ouvrière selon les conditions expérimentales.

La fréquence des motifs varie de 4 à 8,5 par seconde. Les phonatomes ont une durée moyenne de 61 à 75 millisecondes, le phonatome correspondant au mouvement ascendant étant le plus bref. La fréquence des oscillations élémentaires est comprise entre 300 et 2 000 par seconde, leur nombre moyen variant de 13 à 80 par phonatome.

c) Mode de transmission

On sait depuis Haskins et Enzmann (1938) que les Fourmis réagissent très faiblement ou même pas du tout aux vibrations transmises par l'air. Les vibrations transmises par le sol sont beaucoup plus efficaces. Yes'Kov (1973) confirme que le substrat est utilisé beaucoup plus souvent que l'air pour transmettre l'information sonore.

La qualité physique du sol joue d'ailleurs un rôle prépondérant. Etudiant les stridulations de *Pogonomyrmex occidentalis*, Spangler (1974) montre l'importance de la nature du substrat. Une ouvrière enterrée dans du sable friable et sec produit des vibrations dont l'intensité atteint 350 μV à 1 cm. La portée du son ne dépasse pas 13 cm.

Si dans ce même sable friable et sec on enterre une Fourmi préalablement coincée dans une fente ménagée dans une bande plastique, l'intensité des vibrations atteint 883 μV et le son est audible à 25 cm. Si le sable est dur le son devient audible à 30 cm. Mouillé on note une perte considérable, la portée des stridulations ne dépassant pas 18 cm.

d) Rôle des stridulations

Le principal rôle des stridulations est d'agir en tant que signal de détresse lorsque la Fourmi est immobilisée. Chez la Fourmi champignoniste *Atta cephalotes* (Markl 1967, 1970, 1973) les ouvrières immobilisées par un éboulement, lorsqu'elles sont occupées à creuser des galeries, strident ; les congénères alertées viennent les libérer. La stridulation en cas de contention brutale est vérifiée également chez *Myrmica rubra* et *Myrmica schencki* (Zhantiev et Sulkhanov 1977), *Myrmica laevinodis* (Le Roux 1976, 1977), *Acromyrmex octospinosus* (Kermarrec *et al.* 1976).

Markl et Hölldobler (1978) ont montré que la signification des stridulations dépasse largement les notions de détresse. Chez *Novomessor cockerelli* et *N. albisetosus* les signaux acoustiques activent les ouvrières qui charrient des particules de terre après avoir creusé le nid. Cette augmentation générale du niveau de l'activité a été analysée aussi par Zhantiev et Sulkhanov (1977) lorsque les ouvrières de *Myrmica* strident lors d'échanges trophallactiques où lors de combats.

Mais c'est à l'occasion de la découverte de proies de grande taille que la stridulation a des effets plus bénéfiques (Markl et Hölldobler 1978). Lorsqu'une ouvrière découvre une proie trop lourde pour la ramener au nid, elle stridule. Les sons émis amènent une deuxième ouvrière, qui les perçoit, à émettre en plus grande quantité les signaux chimiques qui ont valeur de recrutement. L'existence de signaux sonores permet de gagner une à deux minutes sur le retour de la proie au nid.

Il faut enfin signaler le rôle mécanique joué par les stridulations : les vibrations aident les ouvrières qui creusent le nid en désagrégeant les particules compactes du sol (Spangler 1974).

2. EMISSIONS SONORES SANS ORGANES STRIDULATOIRES

Les Formicines bien que dépourvues d'organes stridulatoires sont pourtant capables d'émettre des sons. *Camponotus ligniperda* et *C. herculeanus* frappent des petits coups secs sur le substrat lorsqu'ils sont dérangés. Les ouvrières heurtent le sol alternativement avec les mandibules et l'extrémité de l'abdomen (Markl et Fuchs 1972). Elles émettent ainsi des séries de deux à trois coups, parfois sept, chaque choc séparé du suivant par un intervalle de 50 millisecondes. Les coups excitent les congénères qui augmentent leur vitesse de déplacement et deviennent beaucoup plus agressives à l'égard des objets en mouvement. Les vibrations du substrat semblent amplifier les effets des autres stimuli qui déclenchent l'attaque.

Chez *Lasius niger* les coups sont portés uniquement par l'extrémité de l'abdomen (Yes'kov 1973). Ils interviennent non seulement en cas de danger mais aussi pendant les activités de récolte : les ouvrières frappent le sol lorsqu'elles ne retrouvent plus la nourriture découverte lors d'une première visite.

II. LA COMMUNICATION TACTILE

Le langage antennaire a été découvert chez les Fourmis par Huber (1810). Il joue un rôle important dans tous les aspects de la vie sociale (Lenoir et Jaisson 1982) mais sa fonction est prépondérante dans deux circonstances : d'une part lors des échanges trophallactiques (cf. chapitre 5), d'autre part lors des phénomènes relatifs au recrutement des congénères pour l'exploitation d'une source alimentaire ou l'émigration. Ce dernier aspect qui est assez souvent étroitement mêlé à la diffusion de signaux chimiques sera évoqué plus loin.

III. LA COMMUNICATION CHIMIQUE

Il s'agit là d'une particularité fondamentale des Insectes sociaux et notamment des Fourmis. En effet tous les aspects de la vie sociale font intervenir les messages chimiques. Nous commencerons par étudier les signaux

relativement simples qui entraînent des réponses spécifiques. Ce sont ceux qui régissent les relations sexuelles, les relations entre reine et ouvrières, entre ouvrières et larves ou encore entre ouvrières et hôtes de la fourmilière. Nous finirons par l'étude de deux comportements très complexes qui mettent en jeu des messages multiples et très performants : le recrutement des congénères et le comportement d'alarme.

1. COMMUNICATIONS SEXUELLES

Les premières observations ont été réalisées par Hölldobler et Maschwitz (1965). Au laboratoire, les reines vierges de *Camponotus herculeanus* sont très excitées par la sécrétion mandibulaire des mâles, ce qui les incite à s'envoler pour le vol nuptial. De même les mâles de *Formica montana* et de *F. pergandei* qui accomplissent leur vol nuptial changent la direction de leur vol et se dirigent droit sur des femelles ailées qui émergent de leur nid. Ils manifestent en outre une activité fébrile (Kannowski et Johnson 1969). Comme les stimuli visuels et acoustiques ne semblent pas en cause, les auteurs envisagent l'existence d'une phéromone sexuelle sans toutefois parvenir à la localiser. Ainsi le comportement sexuel semble réglé par le jeu de phéromones émises soit par les mâles soit par les femelles.

a) Phéromones émises par les mâles

Reprenant les expériences réalisées chez *Camponotus herculeanus* Brand *et al.* (1973) parviennent à isoler de la glande mandibulaire du mâle deux composés actifs, le méthyl-6 méthylsalicylate et la molléine qui sont donc les phéromones sexuelles de cette espèce. Payne *et al.* (1975) ont réalisé les électro-antennogrammes des trois castes de cette Fourmi soumises à un courant d'odeur. Chaque préparation antennaire était exposée à l'odeur d'une tête mâle écrasée ou à celle des deux composés ci-dessus. On note sans surprise que la réponse est positive chez les reines vierges et chez les ouvrières, mais aussi chez les mâles, bien que très réduite. Ainsi les trois castes possèdent les récepteurs antennaires sensoriels, alors que seules les reines et les ouvrières présentent le comportement d'excitation. On peut donc penser que l'intégration centrale des signaux périphériques diffère selon la caste.

Les Fourmis moissonneuses du genre *Pogonomyrmex* s'accouplent dans des sites privilégiés qui fonctionnent pendant plusieurs saisons. Les mâles qui atteignent l'aire de reproduction déchargent leurs glandes mandibulaires ce qui a pour effet d'attirer d'autres mâles et des femelles (Hölldobler 1976 c).

Pasteels et Verhaeghe (1980), Pasteels *et al.* (1981) ont déterminé grâce à l'analyse chromatographique et la spectrométrie de masse les composés volatils contenus dans les glandes mandibulaires des mâles de *Tetramorium impurum*. Il s'agit d'une cétone, la méthyl-4 hexanone-3 et d'un alcool, le méthyl-4 hexanol-3. Ces composés ne se retrouvent qu'en très faibles quantités chez les reines et les ouvrières ; ils pourraient être impliqués dans le processus d'essaimage en induisant par exemple une sortie massive des ouvrières qui protégeraient alors les ailés. Des expériences entreprises avec un olfactomètre montrent en effet que les ouvrières sont attirées à faible distance par ces phéromones. Il n'est pas exclu non plus que ces substances agissent aussi sur les reines. En tout cas elles sont spécifiques puisque chez une autre Fourmi du même genre, *T. caespitum* le composé principal est l'octanone-3 (Longhurst *et al.* 1980).

Tout à fait comparables sont les sécrétions mandibulaires des mâles d'*Atta* et d'*Acromyrmex* (Fowler 1982). Elles excitent les ouvrières et les rendent très agressives. Au moment du vol nuptial les ouvrières ainsi alertées sortent en masse du nid et chassent tous les ennemis potentiels jusqu'à vingt mètres du nid. Les sexués peuvent alors sortir et s'envoler en toute sécurité.

b) Phéromones émises par les femelles

La première phéromone sexuelle émise par les reines a été trouvée par Hölldobler (1971 b). Des abdomens écrasés de reines vierges de *Xenomyrmex floridanus*, une Fourmi de la mangrove de Floride, attirent les mâles qui exhibent leur appareil copulateur. Le même résultat est obtenu avec le contenu de la glande à poison : des bâtonnets contaminés par cette glande sont traités comme des femelles par les mâles surexcités. C'est donc une sécrétion phéromonale de l'appareil vulnérant de la reine qui est responsable de l'attraction des mâles lors du vol nuptial et de leur comportement copulateur.

Nous avons vu dans le paragraphe précédent que les mâles de *Pogonomyrmex* attirent les reines sur le lieu de l'accouplement ; mais le comportement sexuel proprement dit est réglé par une phéromone élaborée cette fois par les femelles (Hölldobler 1976). Les mâles sont mis en présence de sécrétions produites par la glande de Dufour ou la glande à poison des reines vierges. Alors que la glande de Dufour n'engendre aucune réponse mesurable, la glande à poison déclenche le comportement sexuel. Elle est donc bien à l'origine de la phéromone sexuelle. Il semble toutefois que cette phéromone ne soit pas spécifique et que des mâles appartenant à des espèces sympatriques - c'est-à-dire cohabitant dans un même biotope - soient attirés par une même

femelle. Les accouplements interspécifiques sont pourtant rendus impossibles par l'existence d'une phéromone de contact, spécifique, émise par la reine. Cette dernière phéromone n'est perçue qu'à très courte distance, lorsque les mâles balayent les femelles de leurs antennes.

Dans une série de travaux Buschinger (1972, 1974 b, 1975 a, 1976) s'est attaché à l'étude du comportement sexuel de plusieurs Myrmicines appartenant au genre *Leptothorax* ou à des genres proches. Il s'agit d'espèces parasites sociaux, c'est-à-dire vivant à l'intérieur d'une société hôte appartenant à une autre espèce (*Doronomyrmex pacis*, *Leptothorax kutteri*, *L. gösswaldi*), d'espèces hébergées dans l'épaisseur des parois des fourmilières d'une autre espèce dont elles pillent le couvain (*Formicoxenus nitidulus* en Europe, *Leptothorax provancheri* au Canada, Buschinger *et al.* 1980) et enfin d'espèces esclavagistes (*Harpagoxenus sublaevis* en Europe, *H. canadensis* et *H. americanus* au Canada, Buschinger et Alloway 1979). Toutes ont donc en commun d'avoir une vie plus ou moins dépendante d'une autre espèce et de posséder des femelles plus ou moins ailées.

Prenons comme exemple l'esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis*. Les femelles ergatoïdes et les rares femelles ailées, parvenues à maturité sexuelle, sortent du nid et exhibent un comportement sexuel particulier que l'on peut assimiler à un appel sexuel (« Locksterzeln »). Elles grimpent sur un point élevé proche du nid, une herbe, une brindille, stationnant plusieurs heures les pattes tendues, l'abdomen relevé, l'aiguillon faisant saillie (fig. 76). On peut voir parfois une gouttelette sourdre à l'extrémité de l'aiguillon. Les mâles qui

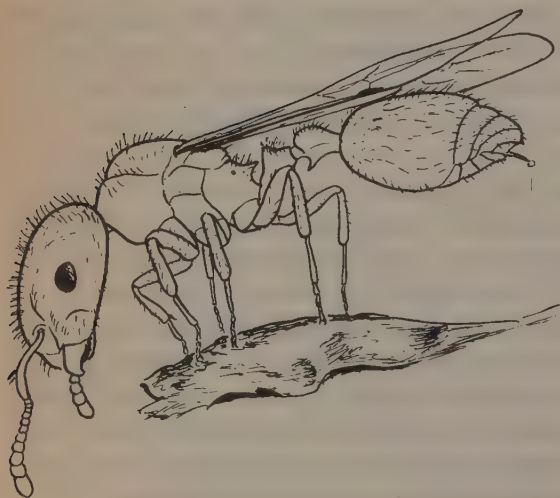


Fig. 76 : L'appel sexuel des reines d'*Harpagoxenus sublaevis*. L'aiguillon dévaginé laisse échapper une phéromone sexuelle qui attire les mâles (d'après une photographie de Buschinger, 1973).

volent ou marchent à proximité sont attirés dans un rayon de trois à quatre mètres. S'ils viennent à toucher la femelle, ils montent sur elle et tentent de copuler. Les reines émettent ainsi une phéromone sexuelle attractive. De toutes les parties du corps des femelles et de toutes les glandes testées, seule la glande à poison a un effet attractif sur les mâles. Quant au comportement copulateur proprement dit il semble déclenché par la perception d'une odeur spécifique à l'espèce, qui peut être portée par la reine, les larves ou même des morceaux de bois appartenant au nid. La spécificité des phéromones sexuelles des *Leptothorax* semble assez variable puisque les mâles d'*Harpagoxenus sublaevis* sont seulement attirés par leurs propres reines alors que ceux de *Leptothorax gösswaldi* ou de *Doronomyrmex kutteri* se montrent beaucoup moins regardants quant à l'espèce de la femelle appelante.

La position d'appel jointe à l'émission d'une substance attractive se retrouve chez les Fourmis primitives que sont les Ponérines (Haskins et Whelden 1965 ; Hölldobler et Haskins 1977). Chez *Rhytidoponera metallica* il n'y a que très rarement des reines ailées. Le rôle reproducteur est confié à des femelles désailées à allure d'ouvrières mais pourvues d'une spermathèque et d'ovaires fonctionnels. Lors de la période d'accouplement, ces ergatoïdes sortent de leur nid et adoptent une posture particulière (fig. 77) : la tête et le thorax s'aplatissent vers le sol alors que l'abdomen est dressé et arqué. Ce mouvement découvre une glande particulière logée dorsalement entre deux membranes intersegmentaires, la glande tergaie. Les mâles en vol, produits par d'autres sociétés, sont attirés par ces femelles « appelantes » et se posent près d'elles. L'accouplement intervient alors. Les mâles de *Rhytidoponera* répondent au contenu écrasé de la glande tergaie ce qui démontre l'existence d'une phéromone sexuelle.

Une autre Ponérine, *Amblyopone pallipes*, dont la femelle est ailée, adopte un comportement tout à fait semblable à celui décrit par Buschinger chez les *Leptothorax*. La reine, après être sortie du nid, s'immobilise, recourbe l'abdomen et fait saillir son aiguillon. Les mâles qui volent à faible vitesse, atterrissent, s'approchent des femelles appelantes et copulent (Haskins 1978).

Enfin pour en terminer avec les phéromones sexuelles femelles il faut citer le seul cas connu où c'est la glande de Dufour - et aussi la bourse copulatrice - qui est responsable de la sécrétion ; il s'agit de la Fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis* (Hölldobler et Wüst 1973).

Il est intéressant de se demander si l'émission de la phéromone sexuelle par le mâle ou par la femelle répond à une stratégie de la communication sexuelle différente et si on peut la relier à des particularités biologiques. Il semble en effet que l'émission par les glandes mandibulaires des mâles soit

réservée aux espèces très populeuses qui « fabriquent » de grosses quantités de sexués et dont les reines fondent leur société de manière indépendante (*Camponotus*, *Tetramorium*, *Pogonomyrmex*). Les reines ailées doivent alors s'éloigner considérablement du nid mère mais aussi ne doivent pas rester trop longtemps en vol afin d'échapper à d'éventuels prédateurs tels que les oiseaux. Les sécrétions des mâles attirent alors les reines et abrègent le vol.

A l'opposé, lorsque la phéromone est émise par la reine, la société est souvent rare, réduite, et ne produit que fort peu de sexués (cas des Fourmis parasites de la tribu des *Leptothoracini*). Dans ce cas il n'y a pas réellement d'essaims nuptiaux. De véritables vols nuptiaux fortement structurés manquent aussi chez *Xenomyrmex* et *Monomorium*. Il semble alors plus avantageux pour l'espèce de confier le rôle actif aux reines qui ne s'éloignent jamais beaucoup de leur société d'origine et attirent les mâles (Buschinger 1975 a).



Fig. 77 : L'accouplement chez *Rhytidoponera metallica*. La femelle ergatoïde (en noir) prend la posture d'appel en 1. Elle démasque ainsi les glandes tergaes (flèche) qui sécrètent une phéromone sexuelle. Le mâle (en blanc) est attiré (2) et la copulation intervient (3) (d'après Hölldobler et Haskins, 1977).

2. COMMUNICATIONS OUVRIÈRES-REINE

Nous avons déjà envisagé dans le chapitre 3 l'existence de phéromones royales primaires, c'est-à-dire agissant sur des processus physiobiologiques tels que la ponte des ouvrières ou le déterminisme des castes. Mais il existe aussi des phéromones comportementales, émises par les reines à l'intention des ouvrières et qui sont responsables des phénomènes d'attraction. Cette attraction se manifeste de trois façons différentes :

- L'attroupement : c'est la manifestation la plus visible de l'attraction royale ; les ouvrières forment des grappes denses, souvent concentriques, autour de leur reine. Par anthropomorphisme sans doute, on désigne souvent ces agrégats sous le terme de « cour royale ».

- Le léchage assidu du corps de la reine par les ouvrières. La fonction première n'est pas le souci de nettoyer la reine comme on l'a longtemps pensé mais bien de recueillir des sécrétions attractives ;

- Le transport de la reine, qui intervient en particulier lorsque la société est en danger. Selon la taille de la femelle le transport peut se faire par portage ou par simple tiraillement : la reine est saisie par les mandibules ou par une antenne puis elle est tirée vers un lieu plus sûr.

Dès 1910, Wheeler rapporte l'existence d'une odeur apaisante émise par la reine de *Formica consocians*, mais les premières recherches expérimentales sont dues à Stumper (1956). Il imbibe des supports variés - papier filtre, moelle de sureau - d'extraits de reines de *Pheidole pallidula* et de *Lasius alienus*, obtenus en faisant macérer ces reines dans de l'éther de pétrole. Après évaporation du solvant, les supports sont introduits dans la société orphelinée. Alors que les supports témoins, imbibés du solvant, sont négligés, les supports des résidus d'évaporation des extraits éthérés de reines provoquent une réaction positive très nette des ouvrières qui se regroupent autour d'eux, les lèchent et même les transportent. Cet effet persiste quelques jours. Pour manifester les réactions positives les ouvrières doivent entrer en contact avec le support, la perception à distance semblant absente.

L'attraction de leurs ouvrières par les reines de six espèces de Fourmis migratrices des genres *Neivamyrmex* et *Labidus* a été étudiée par Watkins et Cole (1966). Ils montrent que les ouvrières sont attirées dans la région d'une feuille de papier absorbant où leur reine a été confinée. Cette phéromone persiste 72 heures. Il en est de même pour *Messor capitatus* dont les extraits éthérés attirent les ouvrières (Delage 1968). Mais les travaux les plus complets concernent *Solenopsis invicta* et *Myrmica rubra*.

Les ouvrières de la Fourmi de feu se regroupent à l'endroit où une reine a été confinée (Jouvenaz *et al.* 1973). Cette attraction persiste au moins

72 heures. Les ouvrières sont bien plus attirées par la reine de leur propre société que par celle d'une société voisine. La sécrétion responsable est soluble dans les solvants organiques. Un cadavre reste attractif plusieurs semaines (Williams D.F. *et al.* 1981). Vander Meer *et al.* (1980) ont repris les expériences sur la Fourmi de feu afin de déterminer la glande impliquée dans la sécrétion de la phéromone. Divers organes - ovarioles, spermathèque, cuticule, glandes salivaires, glande de Dufour, glande à poison, etc. - sont soumis à l'expérience. Ils sont broyés dans de l'hexane, les extraits imprégnant ensuite de petits cylindres de caoutchouc poreux. Le nombre de Fourmis attirées en cinq minutes s'élève à 29 pour une reine vivante, à 27 pour un extrait total de reine et à 24 pour un extrait obtenu avec la glande à poison. Les autres organes ne dépassent jamais le score de 12. Il est donc clair que le venin contenu dans la glande à poison joue le rôle d'une phéromone d'agrégation. Non seulement les ouvrières se regroupent autour d'un leurre imbibé de venin mais elles le recouvrent avec leurs larves. Cette phéromone est émise seulement par les reines fécondes. Le venin des reines vierges et ailées est sans action. Ceci montre le changement physiologique radical qui se produit lors du vol nuptial.

Nous savons que les reines de *Myrmica rubra* influencent le développement de leurs larves ce qui implique la circulation d'un message *via* les ouvrières nourrices. Brian (1973) a pu montrer que ces reines utilisent à la fois des stimuli chimiques et morphologiques. Des progrès importants dans la connaissance du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica* ont été accomplis par Coglitore et Cammaerts (1981). Lorsque ces auteurs étudient le pouvoir attractif de reines tuées par congélation ils notent que ces reines gardent leur influence sur les Fourmis pendant trois ou quatre heures puis perdent brutalement environ 40 % de cette influence au cours de la quatrième heure qui suit leur sacrifice. L'activité attractive diminuera ensuite régulièrement et lentement pour disparaître vers la cinquantième heure. Cette expérience démontre l'existence d'une ou plusieurs phéromones d'agrégation. La chute brutale de l'activité au cours de la quatrième heure correspond sans doute à l'oxydation de ces facteurs chimiques. D'ailleurs un traitement des reines par l'eau oxygénée accélère la perte d'activité. A l'inverse ces mêmes reines tuées puis conservées dans une atmosphère d'azote conservent leur activité éthologique. Une autre preuve de la nature chimique du facteur attractif est fournie par les possibilités d'extraction par divers solvants : des reines plongées une à six minutes dans de l'hexane, de l'acétone ou de l'éther perdent plus de 60 % de leur activité alors que plongées dans l'eau elles n'en perdent au plus que 30 %. Les facteurs chimiques étudiés sont donc extraits ou altérés par les solvants organiques. Par contre des papiers filtres imbibés des éventuels extraits

restent inactifs montrant par là que les phéromones en cause sont sans doute altérées par les solvants.

Coglitore et Cammaerts n'ont pas encore identifié la glande responsable de la sécrétion. Le facteur chimique semble uniformément réparti sur toute la cuticule puisqu'il existe une relation directe entre pouvoir agrégatif et surface cuticulaire testée ; on trouvera, du plus faible vers le plus fort, la tête, le thorax et enfin l'abdomen. Peut-être des cellules épidermiques réparties sur tout le corps de la reine sont-elles en cause.

Lorsqu'on compare les diverses reines d'un même nid on remarque que le pouvoir agrégatif peut varier dans une proportion de 1 à 10. Il semble dépendre du degré de vitellogenèse atteint par les ovaires ; ce sont les reines dont le diamètre des œufs occupant la zone terminale de l'ovariole est le plus grand qui ont le pouvoir attractif le plus élevé (Coglitore *et al.* 1981).

3. COMMUNICATIONS OUVRIÈRES - COUVAIN

Lorsqu'un nid de Fourmis est perturbé par un observateur, les ouvrières s'empressent d'emporter le couvain et de le mettre en sûreté. D'autre part on sait que les ouvrières nourrices répartissent dans des chambres différentes les œufs et les jeunes larves, les larves de taille moyenne, les larves âgées et enfin les nymphes. On sait aussi que les larves de reine bénéficient d'un régime alimentaire particulier plus riche que celui des larves ouvrières (Bonavita-Cougourdan et Passera 1978). Chez *Myrmica rubra* les ouvrières identifient les larves à potentialité reine et freinent leur développement en les mordant (Brian 1973 a) ; il en est de même pour les larves mâles (Brian 1969).

Tout ceci amène à penser que les ouvrières reconnaissent leur couvain, les larves émettant des signaux particuliers. Le léchage constant ainsi que les attouchements antennaires font penser depuis longtemps à l'émission de substances chimiques spécifiques et attractives. La présence d'organes salivaires de grande taille chez les larves de *Pachysima latifrons* a amené Wheeler (1918) à supposer qu'il s'agissait là de la source attractive pour les ouvrières.

Plus récemment Watkins et Cole (1966) et Schneirla (1971) ont montré que du papier filtre imprégné de l'odeur du couvain attire les ouvrières des Fourmis migratrices.

Robinson et Cherret (1974) étudient les conditions du transport des larves éloignées de leur nid par les ouvrières champignonnistes *Atta cephalotes*. Lorsque les larves ont été trempées dans divers solvants elles sont évacuées

vers le cimetière et non ramenées au nid. Pourtant des extraits de ces larves par l'hexane sont rejetés, les auteurs échouant donc dans leur tentative d'isoler une phéromone du couvain.

Brian (1975 b) étudie de son côté l'attraction exercée par les larves ouvrières du troisième stade de *Myrmica rubra* sur leurs ouvrières. Le signal transmis aux ouvrières est double ; il comprend d'abord une information concernant la forme de la larve ou plutôt sa turgescence. C'est ainsi que des larves vidées de leur contenu (viscères, hémolymph) puis « regonflées » à l'aide d'une gélatine sont manipulées comme des larves vivantes. Les mêmes, laissées à l'état flasque après l'éviscération, sont délaissées. Mais le facteur le plus important est un facteur chimique. Lorsque Brian plonge les larves dans un vernis cellulosique qui recouvre la cuticule larvaire il note un désintérêt pour ces larves. Il existe donc une information chimique qui se trouve à la surface de la cuticule. La substance en cause est insoluble dans l'eau, dans l'alcool ou encore dans l'hexane. Par contre elle est soluble dans l'acétone, le chloroforme ou l'éther.

La communication chimique peut être encore plus fine. On se souvient que les larves à potentialité royale sont mordues par les ouvrières en présence de leur reine ce qui les amène à se nymphoser prématurément en ouvrière. Comment les ouvrières reconnaissent-elles ces larves ? Brian a observé qu'elles produisent de minuscules gouttelettes localisées face ventrale de leur abdomen. Ce liquide lorsqu'il est répandu sur une larve ouvrière déclenche le comportement de morsure. Il ne fait pas de doute qu'il s'agit là d'une phéromone particulière aux larves à potentialité royale.

Le travail le plus complet est celui qui concerne la Fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Walsh et Tschinkel (1974) ont mis au point une expérience qui permet de quantifier - grâce à des activités de transport - l'intérêt que les ouvrières portent à leurs larves sexuées. Des larves vivantes ou des larves fraîchement tuées sont attractives. Elles perdent ce caractère si on les lave à l'hexane. Il en est de même si l'on badigeonne la larve de paraffine chaude qui en refroidissant, formera une enveloppe imperméable. En recouvrant telle ou telle région du corps de ce produit, les auteurs montrent en outre que le degré d'attraction est proportionnel à la surface de cuticule larvaire laissée libre et qu'il n'y a pas de région privilégiée quant à la production du signal attractif. Il semble donc bien que les larves de *Solenopsis* émettent une phéromone attractive qui déclenche le comportement de soins. Pourtant les extractions à l'hexane, à l'alcool ou au benzène donnent des résidus inefficaces lorsqu'ils sont transférés sur des leurres. Echec également si l'on frotte le corps des larves avec des morceaux de papier filtre. Ces leurres sont négligés par les ouvrières.

Le problème est posé par Bigley et Vinson (1975). Ils choisissent comme matériel les prénymphes sexuées dont deux grammes sont broyés dans le mélange chloroforme/méthanol. Après centrifugation la phase chloroforme est reprise puis concentrée. Des rondelles de papier filtre imprégnées de cet extrait sont récoltées par les ouvrières et traitées comme le sont les prénymphes pendant au moins 24 heures. Elles sont stockées dans les chambres où sont rassemblées les larves et nymphes sexuées ce qui montre que les auteurs sont parvenus à extraire le composé attractif qui a valeur de signal pour les ouvrières.

Le traitement de ces extraits en chromatographie sur couche mince révèle que la fraction efficace correspond à un R_f 0,4 - 0,8. Divers traitements permettent de penser que la partie active est un triglycéride et plus précisément la trioléine. D'ailleurs des disques de papier filtre imprégnés de ce produit sont récoltés rapidement puis incorporés au couvain. La trioléine s'avère être ainsi la première phéromone connue produite par un couvain de Fourmis.

4. COMMUNICATIONS OUVRIÈRES - HÔTES DE LA FOUMILIÈRE

Les sociétés de Fourmis hébergent un nombre considérable d'Arthropodes. Les uns, qualifiés de *synœcetes* sont soit ignorés, soit simplement tolérés par leurs hôtes. Ils se nourrissent de déchets divers qu'ils trouvent dans le nid : cadavres de Fourmis, détritrus, etc. Dans nos régions les plus fréquents sont un petit Crustacé Isopode *Platyarthus hoffmannsegi* (Wheeler 1910, 1926) et un minuscule grillon aptère *Myrmecophila acervorum* (Schimmer 1909). D'autres *synœcetes*, comme les *Lépismes*, se nourrissent en volant les gouttes alimentaires émises lors des échanges trophallactiques entre deux ouvrières (Janet 1896). Plus intéressants sont les *symphiles* ou *myrmécophiles vrais*. Bien intégrés dans la société hôte, ils sont léchés et nourris par les ouvrières qui le plus souvent élèvent aussi leur descendance.

Depuis longtemps (Wasmann 1903), l'hypothèse d'une sécrétion par ces myrmécophiles favorisant leur adoption a été émise. Ces médiateurs chimiques réglant des relations non plus intraspécifiques mais interspécifiques portent le nom d'*allomones* (Brown *et al.* 1970).

L'exemple le plus complet est celui d'*Atemeles pubicollis*. Ce Coléoptère Staphilynidae nourri et élevé par les Fourmis (Wasmann 1915 a, b), présente un cycle compliqué : la larve passe l'été dans les dômes de la Fourmi des bois *Formica polycтена* où elle subit la métamorphose imaginale. L'adulte entreprend alors une migration qui le conduit dans les nids d'une autre Fourmi,

Myrmica laevinodis. Cette dernière espèce possédant un couvain hivernant, elle conserve une certaine activité trophique pendant l'hiver dont profitera l'adulte d'*A. pubicollis*. Le myrmécophile encore immature sera nourri tout l'hiver et atteindra la maturité sexuelle au printemps. Il quittera alors les *Myrmica* pour revenir chez les *Formica* où il s'accouplera et pondra. Ainsi les cycles du Coléoptère et des deux Fourmis sont parfaitement synchrones. Les déménagements successifs d'*Atemeles* supposent qu'à chaque voyage le myrmécophile soit adopté par son nouvel hôte. Reconnaissance et adoption impliquent une communication chimique (Hölldobler 1967, 1969, 1970 a, 1971 d).

Lorsque l'adulte pénètre dans un nid de *Myrmica*, il tapote les ouvrières de ses antennes et présente en le relevant l'extrémité de son abdomen à son hôte. Ce faisant il découvre des glandes pygidiales qui sont léchées par la Fourmi. Il s'agit de *glandes d'apaisement* ainsi nommées parce qu'elles suppriment l'agressivité des ouvrières. L'ouvrière va alors s'intéresser à la partie dorsale de l'abdomen où se trouvent latéralement d'autres glandes. Le débouché de ces glandes est entouré de poils dressés - les trichomes - qui sont saisis par la Fourmi. La Fourmi transporte ainsi l'*Atemeles* à l'intérieur du nid. Si l'on obstrue l'ouverture de ces glandes l'adoption échoue. Aussi Hölldobler les appellè-t-il les *glandes d'adoption* (fig. 78). On peut penser que leur sécrétion est semblable à la phéromone spécifique émise par la Fourmi.

L'arsenal chimique du Coléoptère est complété par une troisième série de glandes, les *glandes d'effroi*, situées dorsalement sur l'abdomen. En cas de menace elles émettent une substance qui repousse l'ouvrière trop agressive. Ces glandes se retrouvent chez un autre Coléoptère myrmécophile *Lomechusa strumosa* étudié par Blum *et al.* (1971). La sécrétion recueillie sur de petits morceaux de papier filtre a été analysée par chromatographie. Le principal composé est le *n*-tridécano.

La larve d'*Atemeles*, hôte des sociétés de *Formica polyctena*, développe elle aussi des interactions avec les ouvrières sur la base de la sécrétion de substances chimiques. Ces larves sont fréquemment et longuement léchées par les ouvrières qui s'occupent du couvain. L'émission d'une substance attractive a été démontrée grâce à l'emploi de traceurs radioactifs qui sont transmis par la larve aux Fourmis. Les glandes responsables sont situées dorso-latéralement sur chacun des segments larvaires. L'examen histologique révèle l'existence de structures glandulaires qui déversent leurs sécrétions dans un réservoir. Ce réservoir s'ouvre à l'extérieur par un pore. Lorsque les larves sont recouvertes d'un vernis étanche qui obstrue l'ouverture des glandes, elles sont délaissées par les ouvrières ou bien éliminées avec les déchets du nid. Il suffit qu'un seul segment larvaire soit libre de tout vernis pour que



Fig. 78 : L'adoption du Coléoptère myrmécophile *Ateomes* par les Fourmis *Myrmica*: rôle des phéromones. 1 : les glandes à phéromones du Coléoptère ; 2 : le Coléoptère présente ses glandes d'apaisement à la Fourmi ; 3 : l'ouvrière lèche les trichomes qui bordent les glandes d'adoption ; 4 : la Fourmi saisit le Coléoptère par les poils associés aux glandes d'adoption et le transporte dans le nid (d'après Hölldobler, 1970).

l'adoption soit couronnée de succès. On peut aussi éliminer la sécrétion en trempant la larve dans un solvant tel que l'acétone ; là encore elle est éliminée ou négligée. A l'inverse, des leurres trempés dans l'extrait acétonique seront transportés dans les chambres à couvain et traités comme des larves vivantes.

Il existe de nombreux autres Coléoptères myrmécophiles. Un des plus anciennement connus est *Claviger testaceus* qui est léché en différents endroits du corps par son hôte, la Fourmi *Lasius flavus* (Müller 1818). L'étude histologique révèle la présence d'un système glandulaire tégumentaire. A côté de glandes réparties sur tout le corps qui semblent surtout avoir un rôle d'entretien de la cuticule, on connaît quatre glandes multiples situées de chaque côté à l'avant de l'abdomen et qui semblent impliquées dans la myrmécophilie (Wasmann 1903 ; Krüger 1910 ; Cammaerts 1973, 1974). Les glandes les plus latérales (glandes de Wasmann) déversent leurs sécrétions, au niveau de touffes de poils dorés, les trichomes (fig. 79). Les plus internes, ou glandes médiotergales, déversent les leurs dans une dépression cuticulaire médiane, la cuvette tergaie, bordée elle aussi de trichomes. On sait que les

Fourmis lèchent avec avidité les trichomes et qu'elles ont accès à la cuvette tergale (Donisthorpe 1927). Tout ceci laisse bien sûr pressentir que les *Claviger* élaborent des allomones.

Un autre myrmécophile vrai, *Lepidopria pedestris*, a été étudié par Lachaud (1981). Il s'agit d'une minuscule guêpe de la famille des Diapriidae, hôte à l'état adulte de la Fourmi *Diplorhoptrum fugax*. Les ouvrières grimpent souvent sur le Diapriide et lèchent le cou, le pétiole ou l'abdomen. Elles peuvent aussi passer sous le Diapriide en léchant alors le pétiole, les hanches des pattes métathoraciques et la partie antérieure de l'abdomen. Or toutes ces régions sont pourvues de poils et d'écailles visibles au microscope électronique à balayage. Lachaud a mis en évidence, au niveau du pétiole et de la partie antérieure de l'abdomen, des cellules glandulaires d'où partent des canaux remplis de sécrétions qui débouchent au milieu des touffes de poils. Là encore on est amené à penser à l'existence d'allomones qui faciliteraient l'adoption du Diapriide.

Les glandes d'apaisement existent aussi chez les animaux moins strictement liés aux Fourmis que sont les syncécètes. Les Staphylins du genre *Pella*

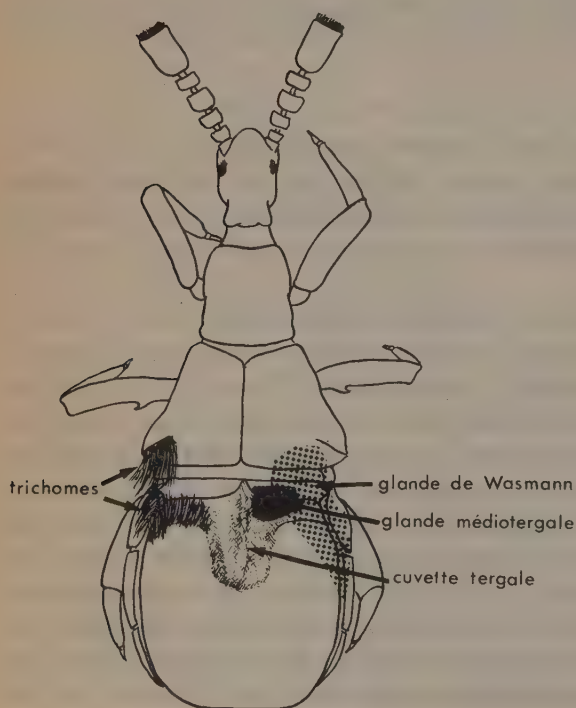


Fig. 79 : Les glandes exocrines du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* hôte de *Lasius flavus* (d'après R. Cammaerts, 1973).

par exemple fréquentent les abords des nids de *Lasius fuliginosus*, une espèce cartonnière européenne ; ils se nourrissent des déchets de la fourmilière, évitant d'y pénétrer. Ils sont pourtant appelés à croiser les ouvrières qui entrent et sortent du nid. Si la Fourmi attaque, la *Pella* recourbe son abdomen vers le haut et en présente l'extrémité à son adversaire. L'ouvrière le touche avec ses antennes et le lèche rapidement (Hölldobler *et al.* 1981). Des investigations histologiques ont révélé la présence de glandes exocrines ventrales tout à fait comparables à celles que nous venons de voir chez les *Atemeles* ; il s'agit vraisemblablement de glandes d'apaisement. Présentées au bout d'une épingle à des Fourmis, elles sont immédiatement léchées. Les *Pella* possèdent aussi des glandes tergaes qui sécrètent un liquide corrosif et toxique. Elles ne les utilisent pratiquement jamais contre les Fourmis, en réservant l'usage pour des situations de grand péril. En fait l'existence de glandes d'apaisement pourrait être une sorte de prérequis indispensable à tout Insecte désirant vivre au contact des Fourmis. Cette technique de défense « douce » permet de calmer les Fourmis beaucoup plus sûrement que l'emploi de substances agressives.

Le cas des chenilles de Lycaenides, petits Lépidoptères bleu et marron fréquents dans nos régions, est un peu différent. L'association avec des Fourmis est le plus souvent facultative et la véritable symbiose est inconnue. Ces chenilles attirent plus de 50 espèces de Fourmis (Hinton 1951). Malicky (1970) a observé que les ouvrières s'intéressent à trois régions particulières du corps de la larve : la partie dorsale du prothorax, l'arrière du corps au voisinage des stigmates et enfin la région dorsale des septième et huitième segments abdominaux. Or ces régions possèdent une accumulation d'organes exocrines. Les plus répandus, des petites glandes épidermiques appelées *cupules perforées*, sont formés d'une cellule sécrétrice et d'un canal évacuateur. On suppose qu'elles émettent une allomone responsable de l'attraction des Fourmis. Une deuxième glande, la glande de Newcomer, est située sur le septième segment abdominal. Elle sécrète un liquide sucré dont les Fourmis sont friandes.

En résumé, l'acceptation des myrmécophiles par les Fourmis hôtes repose sur le fait que le myrmécophile a su décrypter le code personnel de son hôte. Il est donc capable en quelque sorte de « parler » le même langage. Ce langage comprend des aspects mécaniques tels que les touchers antennaires déjà évoqués lors des échanges trophallactiques. Mais il implique aussi des messages chimiques sous forme d'allomones et de phéromones. On peut penser en particulier que les allomones émises par les myrmécophiles à l'intention des Fourmis hôtes miment les phéromones émises par ces mêmes Fourmis. C'est ainsi que les hydrocarbures cuticulaires élaborés par le Coléoptère

Myrmecaphodius excavaticollis associé à la Fourmi de feu *Solenopsis* sont très ressemblants à ceux de la Fourmi (Vander Meer, in Howard et Blomquist 1982).

5. PHÉROMONES TERRITORIALES

Les combats entre Fourmis sont des événements fréquents qui amènent à s'interroger sur l'existence de frontières entre les sociétés occupant un même biotope (Mabelis 1979).

On connaît des espèces très peu agressives, comme la Fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis*, chez laquelle il n'est pas possible de différencier les diverses sociétés occupant un biotope déterminé (Markin 1968). Ces Fourmis partagent les mêmes sources de nourriture sans marquer la moindre animosité (Abe 1971, 1973).

Parfois la même espèce présente deux populations, l'une très agressive vivant en sociétés fermées, l'autre présentant des regroupements hivernaux. C'est le cas de *Formica sanguinea* en Sibérie (Marikovsky 1963).

Mais le plus souvent les combats interspécifiques ou intraspécifiques sont sans merci, ce qui implique l'installation de chaque société sur un territoire qui lui est propre. Le territoire peut être défini comme une aire que la société occupe exclusivement et défend au moyen de signaux appropriés, voire de combats contre un envahisseur intraspécifique ou interspécifique (Hölldobler 1979 ; Hölldobler et Lumsden 1980 ; De Vroey 1982). Dès 1932 Elton a décrit en Angleterre les pistes de *Formica rufa* qui évitent soigneusement celles des nids voisins : chaque société occupe une aire déterminée, séparée de celle du nid voisin par un véritable « no ant's land ». La compétition s'étend aux sources de nourriture ; chez *Prenolepis imparis* il y a combat pour s'approprier et conserver un fruit tombé (Talbot 1943) et *Solenopsis invicta* s'affronte à *Monomorium minimum* pour accéder à des appâts (Baroni-Urbani et Kanno 1974).

Un très bon exemple de l'utilisation des pistes pour délimiter le territoire est fourni par l'étude des *Pogonomyrmex*. Ces Fourmis moissonneuses se partagent de larges territoires dans le sud-ouest des Etats-Unis où elles ont été étudiées par Hölldobler (1974, 1979). *P. barbatus* et *P. rugosus* utilisent des pistes parfaitement tracées qui leur permettent de parvenir jusqu'à l'aire de récolte où les fourrageuses se dispersent. Ces pistes atteignent jusqu'à 40 mètres de long et persistent pendant de longues périodes même après de fortes pluies. Des signaux chimiques déposés le long des pistes concourent avec les repères visuels à assurer l'orientation. Ces pistes utilisées pendant la

récolte et le retour au nid ont pour effet d'éviter des confrontations agressives entre colonies voisines. Elles canalisent la masse des fourrageuses de nids voisins hostiles dans des directions différentes. Si expérimentalement on provoque la rencontre de deux pistes appartenant à deux colonies voisines, les combats sont très meurtriers. Dans la nature si deux pistes de deux nids sont trop rapprochées on observe des combats à la suite desquels l'une des deux pistes ou les deux sont déplacées.

Grâce à ces pistes qui délimitent facilement les territoires de chaque société, la densité des colonies est très importante. Au contraire, une espèce comme *P. maricopa* qui n'utilise que rarement des pistes et préfère des fourragements individuels en employant des signaux visuels, présente une densité beaucoup plus faible. C'est que la définition du territoire est ici beaucoup plus floue, d'où des affrontements qui obligent chaque société à utiliser une vaste zone de récolte. La stratégie territoriale implique le plus souvent l'utilisation de phéromones appropriés comme nous allons le voir dans les deux exemples suivants.

a) L'exemple des *Myrmica*

Différentes espèces appartenant au genre *Myrmica* peuvent vivre dans un même biotope. Par exemple *M. rubra* et *M. scabrinodis* habitent à quelques décimètres l'une de l'autre et présentent la même éthologie. Leurs ouvrières lorsqu'elles explorent un nouveau territoire se déplacent très lentement et déposent de façon intermittente de petites gouttes huileuses originaires de leur glande de Dufour (Cammaerts *et al.* 1977). Les congénères alertés, s'approchent rapidement, courant à travers le territoire à la recherche de nourriture. Ce recrutement n'est pas spécifique, chaque espèce répondant à la trace laissée par l'autre, mais il ne dure que quelques minutes. Plus tard lorsqu'une première série de composés s'est évaporée, l'effet devient différent. Les fourrageuses se déplacent alors moins vite que lorsque la piste est fraîche et manifestent un comportement d'exploration. De plus le marquage devient spécifique. L'analyse chromatographique du contenu des glandes de Dufour permet de mieux comprendre le phénomène (Cammaerts *et al.* 1978 ; Morgan *et al.* 1979). La glande de Dufour comprend deux types de composés :

- les plus volatils ont un effet de recrutement. Il s'agit d'éthanal, d'éthanol, d'acétone et de butanone. Ils se rencontrent à la fois dans des proportions très voisines chez les deux espèces, ce qui explique la non-spécificité du recrutement ;
- les moins volatils agissent comme marqueurs de territoire. *M. scabri-*

nodis et *M. rubra* possèdent toutes deux le même mélange complexe d'isomères de farnesène, d'homofarnesène et de bis-homofarnesène. *M. rubra* produit aussi des quantités substantielles d'hydrocarbures (pentadécane, pentadécène, heptadécane et nonadécane). Ces composés sont absents ou présents en très faibles quantités chez *M. scabrinodis*. C'est pour cela que le marquage du territoire est spécifique.

b) L'exemple des *Oecophylla*

Lorsqu'on présente à une société de la Fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* un nouveau territoire, les ouvrières *major* qui sont le plus souvent des fourrageuses, en entreprennent l'exploration. Hölldobler et Wilson (1977 a, b, 1978 a, b) observent qu'elles déposent, à la surface de l'aire parcourue, de larges gouttelettes qui proviennent semble-t-il de la vésicule rectale. La densité de ces dépôts est élevée puisqu'une société de quelques centaines d'ouvrières émet environ 500 gouttes pendant l'heure d'exploration.

Il s'agit là d'une marque chimique spécifique. En effet, lorsqu'une ouvrière *major* étrangère pénètre dans l'aire marquée par des ouvrières d'une autre société, elle inspecte la marque avec une grande attention et prend très vite une attitude hostile : elle ouvre largement les mandibules et dresse son abdomen à la verticale. L'exploratrice se déplace avec lenteur, s'arrête fréquemment pour toucher les taches avec ses antennes et au bout de plusieurs minutes retourne vers son nid d'origine où elle effectue un recrutement massif d'ouvrières avant de revenir envahir en force le territoire marqué.

Pour s'assurer que la phéromone est spécifique on peut faire marquer par deux sociétés différentes des morceaux de papier filtre. Ces papiers traités sont introduits soit dans leur propre société soit dans la société adverse et l'on compte le nombre de postures agressives. Elles sont de 14 à 38 fois plus nombreuses dans le cas d'introduction dans la société étrangère.

L'origine des substances marqueuses du territoire est bien la vésicule rectale. En effet des ouvrières nourries avec du miel coloré en rouge par l'Azorubin S accumulent ce colorant dans l'intestin postérieur et au bout de quelques jours déposent des marques colorées. De plus le liquide directement prélevé dans l'intestin postérieur d'une Fourmi étrangère, déclenche une réaction d'agressivité.

Il s'agit bien là d'une phéromone territoriale puisque c'est une substance utilisée pour marquer le terrain exploré et exploité par une société. Elle confère à son auteur un avantage certain car en cas de conflit ce sont les Fourmis qui ont déposé les gouttelettes qui sont les moins hésitantes à circuler sur le terrain et les plus promptes à recruter des congénères au nid.

6. LE RECRUTEMENT

La conception du signal chimique véhiculé par des composés élaborés dans des glandes exocrines - les phéromones - a considérablement évolué depuis quelques années.

Dans les années 60, la conception des communications chimiques voulait qu'elles soient des réponses spécifiques à des signaux simples : on s'efforçait alors de découvrir *la* phéromone d'alarme ou de piste. Actuellement on sait que les phéromones sont en fait des mélanges complexes, des bouquets d'odeur, déclenchant telle ou telle réaction selon la concentration ou le contexte de l'émission. L'acide formique connu d'abord pour son rôle défensif s'est révélé avoir aussi un rôle dans l'alarme ou dans le recrutement vers la source de nourriture.

Aussi il paraît mieux adapté d'analyser des situations particulières nécessitant la coordination des activités (défense, construction, récolte) plutôt que de rechercher la signification de tel ou tel signal phéromonal (Pasteels 1980).

L'étude du recrutement vers une source de nourriture puis du comportement d'alarme va nous permettre de mieux comprendre la complexité du phénomène.

Le recrutement est un type de communication qui amène les individus d'une même société à se rassembler dans une région quelconque du territoire, dans le but d'y accomplir une tâche particulière : essentiellement récolte de nourriture, mais aussi travaux de construction, défense du nid ou encore déménagement.

Les moyens mis en œuvre par les Fourmis varient fortement selon leur degré d'évolution : alors que les signaux tactiles sont largement utilisés chez des groupes peu évolués comme les Ponérines, ce sont les signaux chimiques, beaucoup plus sophistiqués, qui prennent le pas chez les espèces plus évoluées comme les *Solenopsis*.

Les recrutements à base de signaux tactiles impliquent l'utilisation par la Fourmi qui a découvert une source de nourriture d'un comportement particulier, dit *comportement d'invitation*, selon l'expression créée par Hölldobler (1974). Il se présente sous la forme de séquences stéréotypées ; il s'agit toujours d'interactions antennaires associées pour la recruteuse à une danse frétilante qu'elle accomplit devant le partenaire (Lenoir et Jaisson 1982). Cette danse comporte des mouvements saccadés de la tête et du thorax, voire du corps entier, dans les plans verticaux et horizontaux.

a) Le tandem running

Ce mode de recrutement est généralement considéré comme l'un des plus primitifs : un seul individu est recruté à la fois et il doit garder un contact antennaire étroit avec la Fourmi recruteuse formant ainsi une paire ou tandem. Ce comportement est utilisé pour l'exploitation d'une source de nourriture, pour l'exploration d'un nouveau territoire ou encore pour le déménagement de la société. Selon les espèces les signaux impliqués sont plutôt tactiles ou plutôt chimiques. Les exemples retenus seront pris dans les trois principales sous-familles de Formicidae.

Ponerinae

Le recrutement par tandem est particulièrement bien représenté chez ces Fourmis considérées comme primitives.

Les premières observations de Le Masne (1952) relatives à *Ponera eduardi* ont été reprises en détail par Maschwitz *et al.* (1974) chez *Bothroponera tesserinoda*. Lorsqu'une ouvrière veut recruter des congénères en vue d'exploiter une source de nourriture, elle se livre à l'intérieur du nid à une parade motrice particulière : elle tire une ouvrière par les mandibules, effectue une rotation de 180° et le tandem démarre. Pendant toute la durée du déplacement on observe que la suiveuse garde un contact étroit avec le leader par l'intermédiaire des antennes (fig. 80).

Ainsi chez les *Ponerinae* le recrutement semble purement ou essentiellement mécanique.

Le déplacement, lui, fait appel à un mélange de signaux tactiles et de signaux chimiques ainsi que le démontre l'emploi de leurres en papier, en cire ou en verre. Il est possible par exemple d'obtenir des réponses positives en

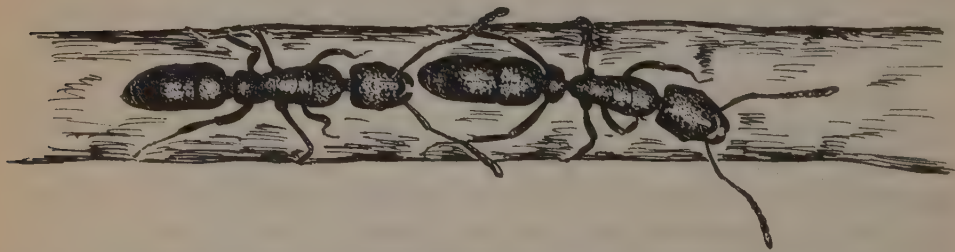


Fig. 80 : Le « tandem running » chez *Bothroponera tesserinoda*. La Fourmi recrutée maintient le contact avec la recruteuse à l'aide de ses antennes (d'après une photographie d'Hölldobler, Möglich et Maschwitz, 1973).

présentant à la recrutée diverses parties du corps d'une ouvrière fraîchement tuée, le meilleur résultat étant obtenu avec l'ouvrière entière (100 %) et le plus mauvais (40 %) avec la tête seule.

Les sécrétions des glandes mandibulaires, celles de l'appareil venimeux ou encore celles de l'intestin postérieur sont inefficaces bien qu'une phéromone de surface soit impliquée dans la cohésion du tandem. En fait les glandes responsables sont des glandes pygidiales logées entre le sixième et le septième tergite abdominal comme viennent de le démontrer Hölldobler et Trianiello (1980) chez *Neoponera obscuricornis*. C'est ainsi qu'une baguette de verre portant la sécrétion de ces glandes déclenche 68 % de réponses positives.

La situation est très comparable pour deux autres Ponérines : *Hypoponera* sp. et *Mesoponera caffraria* (Agbogba 1981). Le stimulus qui entretient la marche de l'ouvrière-guide est d'ordre mécanique puisqu'on peut remplacer l'ouvrière recruteuse par le poil d'un pinceau. Par contre l'ouvrière recrutée est sensible, elle, à un stimulus chimique comme on peut le démontrer par l'emploi de leurres : la Fourmi-guide peut être remplacée efficacement par un cadavre frais ou encore un broyat d'ouvrière. Par contre un petit morceau de gomme est sans effet.

Formicinae

Lorsqu'une ouvrière de *Camponotus sericeus* découvre une nouvelle source de nourriture elle remplit d'abord son jabot puis fait retour au nid. Le long du trajet retour, elle touche périodiquement le sol de l'extrémité de son abdomen. Elle dépose ainsi des signaux chimiques originaires de son intestin postérieur (Hölldobler *et al.* 1974 ; Möglich *et al.* 1974). Parvenue à l'intérieur du nid, elle effectue des courses courtes et rapides interrompues par des échanges trophallactiques avec les congénères. Ce rituel est répété de trois à seize fois. Finalement la recruteuse agrippe la future recrutée par les mandibules (*fig. 81*), la tire sur quelques centimètres, la lâche puis se retourne de 180° et lui présente son abdomen. La recrutée touche l'abdomen et les pattes postérieures de la recruteuse et le tandem se met en route. La plupart des ouvrières recrutées, après s'être nourries, reviennent directement au nid où elles se comportent à leur tour en recruteuses. L'analyse des signaux échangés au cours de la marche en tandem révèle que ce sont les signaux tactiles (attouchements antennaires) qui sont les plus importants. La trace chimique laissée par la recruteuse après la découverte de la source de nourriture n'a aucun rôle dans le recrutement du congénère ; elle a seulement une action sur l'orientation.



Fig. 81 : Invitation à la marche en tandem chez *Camponotus sericeus*. 1: la recruteuse (en noir) s'approche d'un congénère et se balance vivement d'avant en arrière ; 2 : la recruteuse agrippe la recrutée (en blanc) par les mandibules et la tire sur quelques centimètres ; 3 et 4 : la recruteuse lâche prise et se retourne de 180° ; 5 : le tandem se met en route (d'après Hölldobler, 1974).

Myrmicinae

Exception qui confirme la règle, les *Leptothorax* ont remplacé le comportement d'invitation par un comportement particulier, le *tandem calling* qui fait appel à un signal chimique (Möglich *et al.* 1974).

Lorsqu'une ouvrière de *L. acervorum* revient au nid après avoir découvert une source alimentaire, elle heurte rapidement des antennes ses congène-

res et pratique des échanges trophallactiques. Elle se retourne, élève son abdomen et fait saillir l'aiguillon. On observe alors une minuscule goutte sourdre à son extrémité (fig. 82). Immédiatement les ouvrières du nid sont attirées par la phéromone émise. Le tandem se constitue dès que la première Fourmi parvenue au voisinage de la recruteuse touche son abdomen ou ses pattes postérieures. A l'extérieur, la suiveuse garde un contact étroit avec la meneuse. Si par hasard ce contact est rompu, la meneuse se remet en position d'appel, abdomen relevé et aiguillon sorti. La recrutée retrouve alors très rapidement le contact.

Ce comportement existe à quelques variantes près chez tous les *Leptothorax* étudiés (Lane 1977 ; Möglich 1979). La recruteuse est informée de la présence d'une suiveuse par un simple signal tactile : l'attouchement de son abdomen. Il est d'ailleurs très simple d'imiter ce signal : il suffit d'enlever à la pince la suiveuse et de la remplacer par le poil d'un pinceau qui chatouille l'arrière-train de la recruteuse ; elle se remet immédiatement en route.

Par contre, les signaux qui agissent sur la recrutée sont de nature chimique, comme le démontrent les expériences suivantes, utilisant des leurres (Lane 1977 ; Möglich 1979) présentés et déplacés avec des pinces fines. Un appareil à venin complet, c'est-à-dire pourvu de la glande à poison, de la glande de Dufour et de l'aiguillon (fig. 83) déclenche 100 % de réponses positives. Lorsque l'on compare et oppose les comportements déclenchés par la glande de Dufour, on obtient 100 % de réponses positives dans la première situation et aucune dans la deuxième. C'est donc la glande à poison qui est responsable de l'émission de la phéromone d'appel au tandem. Mais cette phéromone est-elle seule impliquée dans ce phénomène ?

Möglich (1979) montre alors que chez *Leptothorax acervorum* l'abdomen privé du seul appareil à venin n'est suivi que par 5,6 % des ouvrières testées. La glande à poison est donc bien la principale source de phéromone. Les résultats sont différents chez *L. nylanderi*. Bien que la glande à poison

Fig. 82 : Le « tandem calling » chez *Leptothorax acervorum*. L'ouvrière appelante dresse son abdomen et émet une goutte de phéromone par l'extrémité de son aiguillon dévaginé. Une congénère répondra à l'appel et le tandem se mettra en route (d'après une photographie de Möglich, Maschwitz et Hölldobler, 1974).



détermine 100 % de réponses positives, on obtient 90 % de réponses avec l'abdomen privé de l'appareil à venin, 25 % avec le thorax plus les pattes et 23 % avec la tête.

Ainsi chez cette dernière espèce la suiveuse obéit à plusieurs signaux :

- la phéromone de la glande à poison qui déclenche la marche en tandem ;
- des signaux purement mécaniques que l'animal perçoit lorsqu'il touche des antennes un leurre.

Donc chez les *Leptothorax* les signaux chimiques l'emportent sur les signaux tactiles mais ne les supplantent pas chez toutes les espèces.

Les migrations sont communes chez les Fourmis. Elles se produisent lorsque des sociétés polygynes atteignent un développement important justifiant le départ d'une fraction de la société (multiplication par bouturage).

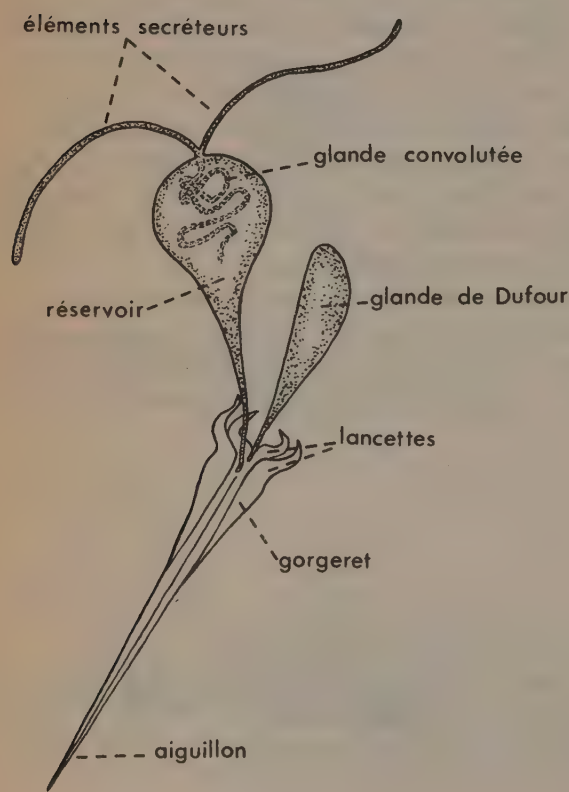


Fig. 83 : L'appareil vulnérant des *Myrmicinae* (*Leptothorax unifasciatus*) et les glandes à phéromones : glande à poison, glande de Dufour (d'après Lane, 1977).

Mais il existe aussi des migrations non liées à la reproduction ; elles se réalisent lorsque les conditions de vie dans l'ancien site deviennent insupportables par suite du manque de nourriture, de la modification de la température ou de l'humidité, ou encore par l'augmentation de la pression des prédateurs (Wilson 1971). Des sociétés à faible effectif comme les *Leptothorax* sont particulièrement sujettes à ces déménagements à la recherche d'un site mieux tempéré.

Au laboratoire on provoque ce comportement en éclairant violemment l'ancien nid ce qui en modifie la température et l'humidité et en offrant un nouveau nid dont les conditions sont optimales.

Lane (1977), Möglich (1978) ont étudié ces déménagements chez plusieurs espèces de *Leptothorax*. Au bout d'un temps variable, consacré à l'exploration du nouveau nid, les premiers tandems se constituent exactement comme dans l'exploitation d'une source alimentaire, c'est-à-dire qu'il y a émission de la phéromone d'appel, l'abdomen étant soulevé et l'aiguillon dévaginé. Mais après quelques dizaines de minutes où l'on n'observe que des tandems, un autre phénomène intervient ; la recruteuse s'approche d'une congénère en lui faisant face, la saisit par les mandibules puis la tire sur quelques millimètres. La recruteuse soulève alors la recrutée par les mandibules et la maintient en l'air au-dessus de son propre corps (fig. 84) ; la recrutée replie ses appendices en une position stéréotypée qui est très caractéristique de la plupart des espèces de la sous-famille des Myrmicinae. La prise peut se faire aussi par le cou ou par les côtés de la tête. Ce transport intéresse les ouvrières mais aussi la reine.

Le portage qui succède ainsi au tandem se poursuit jusqu'à la fin du déménagement. Au total, chez *Leptothorax muscorum*, le portage intéresse environ 86 % des ouvrières déménagées. Il constitue donc le mode majeur de recrutement lors du déménagement.

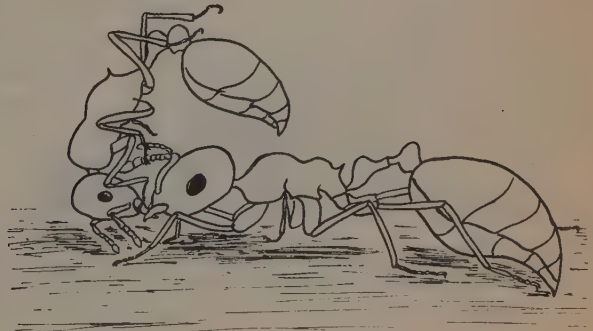


Fig. 84 : Position de transport d'une ouvrière lors d'un déménagement chez *Leptothorax unifasciatus* (d'après Lane, 1977).

b) Recrutement de groupe avec leader

La marche en tandem si elle est efficace dans le cas de petites sociétés comme nous venons de le voir, devient insuffisante lorsqu'il faut alerter des centaines d'individus. Une étape évolutive est franchie quand une seule recruteuse est capable d'impulser la sortie d'un groupe de congénères. Dans une première étape, le groupe recruté par le comportement d'invitation persiste jusqu'à l'aire de récolte.

Le groupe persiste jusqu'à l'aire de récolte

Camponotus socius

Derrière la recruteuse on note des « trains » de cinq à trente recrutées cheminant à la remorque du leader. C'est le cas de *Camponotus compressus* (Hingston 1928), *C. beebe* (Wilson 1965 a) ou encore *C. socius* (Hölldobler 1971 a).

Chez cette dernière espèce la piste chimique laissée par la recruteuse s'avère inefficace à elle seule pour déclencher le recrutement. Ce dernier est lié à l'exécution par la recruteuse d'une invitation particulière (fig. 85) : faisant face à une partenaire, elle exécute des oscillations horizontales de la tête et du thorax à raison de six à douze par seconde (« waggle display »). Les messages chimiques sont absents de ce comportement puisqu'une ouvrière dont toutes les ouvertures glandulaires ont été obturées par des bouchons de cire est capable d'entraîner les congénères. Par contre, une fois recrutée, la congénère est capable de suivre la piste chimique sur une distance considérable en l'absence de la recruteuse.

Ainsi chez les *Camponotus* la marche en tandem implique un mélange de signaux tactiles et chimiques.

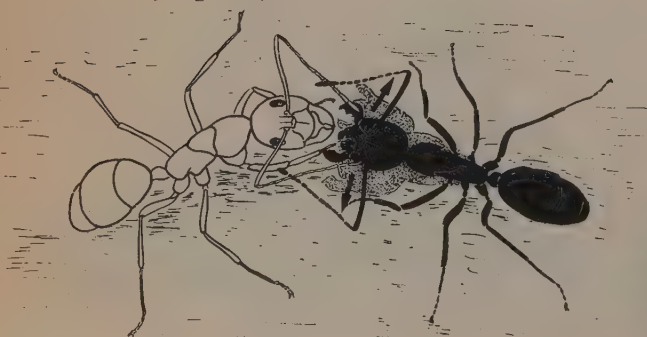


Fig. 85 : Comportement d'invitation chez *Camponotus sericeus*. La recruteuse (en noir) effectue des oscillations latérales de l'avant du corps (d'après Hölldobler, 1971).

Tetramorium impurum

Chez cette espèce le groupe des recrutées persiste jusqu'à l'aire de récolte mais il est moins bien ordonné que précédemment : les ouvrières évoluent en peloton assez confus (Verhaegue 1977, 1982). On distingue trois étapes :

Intervention d'une phéromone de piste. Lorsqu'une recruteuse a trouvé de la nourriture elle fait retour au nid en laissant traîner l'extrémité de l'abdomen sur le sol. Elle trace alors à l'aide du contenu de sa glande à poison une piste qui servira au cheminement ultérieur. Une telle piste n'est pas très efficace si elle n'est pas renforcée par le passage d'autres ouvrières. Dans les conditions expérimentales, la piste ne devient efficace que si elle résulte au moins du passage de quatre ouvrières traceuses. D'autre part son degré d'attraction est fonction de la qualité de la nourriture : elle est plus puissante si la Fourmi a absorbé une solution très concentrée en sucre.

Comportement d'invitation. Parvenue au nid, la recruteuse exécute une parade d'invitation particulière qui consiste, chaque fois qu'elle croise une congénère, en une rapide flagellation antennaire. Il y a de grandes chances pour que le recrutement implique aussi l'intervention d'une ou plusieurs phéromones. En effet Verhaegue déclenche la sortie de Fourmis en laissant tomber dans le nid des morceaux de papier imbibés du contenu des glandes mandibulaires ou de la glande à poison. Le recrutement pourrait ainsi être double : mécanique et chimique. Le résultat est la sortie d'un peloton de deux à douze ouvrières.

Comportement de guidage. La phéromone de piste tracée par la recruteuse, ne suffit pas à assurer la progression des Fourmis. Lorsqu'on offre à des recrutées le choix entre un trajet balisé par la phéromone de piste (glande à poison) et un trajet balisé par la même substance et parcouru par le leader, elles choisissent la deuxième solution. Le guidage est donc primordial. Contrairement au tandem running, il n'y a ici aucun contact antennaire entre recrutées et recruteuses, ce qui suggère l'existence d'un guidage chimique. En effet on remarque que le leader applique l'extrémité de son abdomen sur le sol. L'emploi de leurres a permis de montrer que le leader peut être remplacé par le contenu de la glande à poison. Cette glande contient donc un produit volatil capable d'assurer la cohésion du groupe à des distances n'excédant pas quelques millimètres.

Ainsi trois phéromones peuvent être impliquées dans ce recrutement de groupe particulier :

- une phéromone d'invitation qui, jointe à des attouchements mécaniques, fait sortir les ouvrières du nid ;

- une phéromone de piste, modulable selon la richesse de la nourriture ;
- une phéromone de guidage qui maintient l'unité du groupe des recrutes.

Il faut noter que toutes ces substances pourraient provenir de la même glande à poison ce qui n'implique d'ailleurs pas qu'elles aient la même identité chimique.

Le recrutement observé par Hölldobler (1982 c) chez *Myrmecocystus mimicus* est très comparable puisqu'il comprend une invitation réalisée par l'addition d'une parade motrice et l'émission d'une phéromone originaire de la glande à poison. Après quoi la recruteuse sort du nid et trace une piste à l'aide du contenu de l'intestin postérieur. Elle est suivie à distance par un groupe de 20 à 300 congénères.

Le groupe se disperse dès la sortie du nid

L'absence de contacts tactiles entre le leader et les recrutes constitue une étape dans l'évolution du recrutement. Elle implique que les signaux chimiques sont désormais suffisants pour guider vers la nourriture encore qu'ils doivent être émis par un leader marchant immédiatement devant les recrutes.

L'analyse très poussée de ce comportement a été faite par Cammaerts (1977 b, 1978) chez *Myrmica rubra*. Les sociétés étudiées sont logées dans une boîte en plastique placée dans un bac de polyéthylène. La nourriture est placée sur une lame de verre posée sur une plate-forme. Un pont amovible en carton réunit le bac à la plate-forme (fig. 86). Les dépôts de phéromone par les ouvrières se déplaçant dans l'aire de récolte peuvent être visualisés en

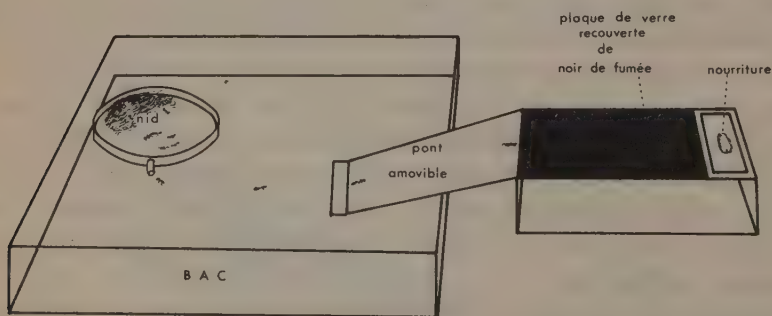


Fig. 86 : Dispositif expérimental utilisé pour l'étude du recrutement vers la nourriture dans le genre *Myrmica*. La plaque de verre recouverte de noir de fumée est destinée à recueillir les empreintes laissées par la circulation des Fourmis. (d'après Cammaerts, 1977).

intercalant entre le nid et la nourriture offerte des plaques de verre couvertes de noir de fumée. Les Fourmis en se déplaçant effacent la mince pellicule de carbone. On peut alors distinguer à la loupe les traces de pattes mais aussi les traces de l'extrémité abdominale ; ces traces n'existent que lorsque la Fourmi, laissant traîner au sol l'extrémité abdominale ou l'aiguillon, émet une phéromone de piste. On peut se servir de ces plaques de verre comme d'un négatif destiné à l'impression d'une photographie. En fonction des sources de nourriture les résultats sont les suivants (fig. 87) :

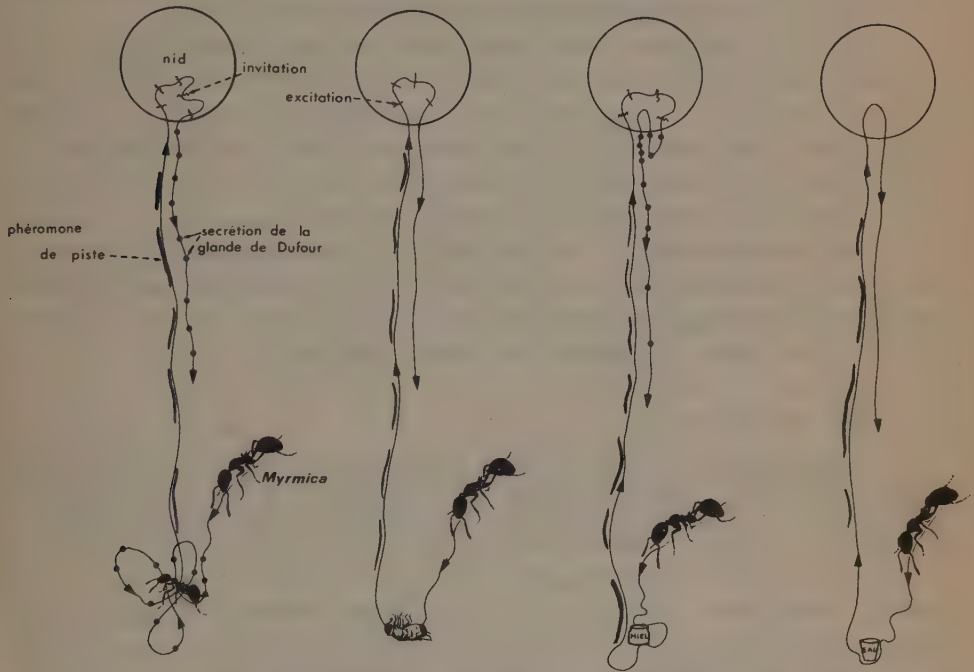


Fig. 87 : Le recrutement des pourvoyeuses de *Myrmica rubra* placées dans diverses situations ; de gauche à droite : proie vivante, proie morte, eau sucrée, eau pure. Le trajet de la recruteuse est figuré par le trait fin fléché. Noter l'utilisation différente des phéromones de piste et de la glande de Dufour, ainsi que les comportements d'invitation (d'après Cammaerts, 1978).

Eau pure

L'ouvrière recruteuse trace une piste à l'aide de sa glande à poison entre l'eau et le nid. Ce dépôt correspond à de longues traces médianes laissées sur les lames de verre. Revenue au nid, elle régurgite le contenu de son jabot et retourne vers l'eau. D'autres ouvrières quittent à leur tour le nid et se dirigent vers l'eau. Il n'y a donc quasiment pas de recrutement.

Eau sucrée

La recruteuse boit puis fait retour au nid en traçant une piste. Après avoir offert le contenu de son jabot elle court rapidement, heurte brusquement des congénères de la tête ou des antennes, ce qui constitue un « comportement d'invitation ». La recruteuse sort alors du nid et se dirige vers l'eau sucrée en entraînant un groupe d'ouvrières dont la locomotion est stimulée par l'émission d'une phéromone de la glande de Dufour : cette émission se traduit par des traces courtes sur les lames de verre. Les ouvrières recrutées se dispersent puis atteignent l'eau individuellement.

Le comportement de la recruteuse varie lui-même avec la richesse en sucre de la solution offerte. En effet la piste laissée par l'ouvrière à son retour est d'autant plus importante que la concentration en sucre de l'appât est forte. De même l'émission du contenu de la glande de Dufour est proportionnelle à la teneur en sucre. Il y a donc une adéquation excellente entre l'information et la richesse de la nourriture.

Le processus est assez semblable dans le cas d'une grosse proie non transportable (une blatte par exemple) : existence d'un comportement d'invitation qui amène un groupe de cinq à trente congénères à sortir derrière la recruteuse. Le groupe se disperse sur l'aire de récolte.

Petite proie transportable

La pourvoyeuse ramène la proie au nid (drosophile par exemple) et échange des contacts antennaires avec ses congénères, avant ou après avoir laissé tomber sa proie. Contrairement au cas précédent, il n'y a pas de course rapide dans le nid caractéristique du « comportement d'invitation ». Les contacts antennaires ont ici valeur de « comportement d'excitation », déclenchant la sortie des ouvrières recrutées. Mais ces sorties en direction des proies se font toujours individuellement et non en groupe comme c'était le cas pour une grosse proie. Bien sûr il y a toujours émission d'une phéromone de piste (glande à poison) par la recruteuse mais apparemment le contenu de la glande de Dufour n'est pas émis.

Proie vivante

Une recruteuse qui a localisé un ennemi vivant (une Fourmi d'espèce étrangère par exemple) revient au nid en balisant une piste à l'aide du contenu de la glande à poison. Elle « invite » alors des congénères par une course rapide et des attouchements de la tête et des antennes. Cette invitation est renforcée par l'émission du contenu de la glande de Dufour tout au long

de la piste que la recruteuse parcourt en sens inverse, du nid vers l'intrus, alors que précédemment cette émission était limitée au voisinage du nid. Arrivée au contact de la proie, la recruteuse en fait plusieurs fois le tour, toujours en libérant du contenu de la glande de Dufour. L'ensemble de ce comportement a pour conséquence la sortie d'un nombre important de congénères qui pourront ainsi neutraliser l'intrus en le piquant (Cammaerts 1974).

Le contenu de la glande à poison, outre sa fonction de balisage, a un rôle dans la stimulation de l'agressivité (Tricot *et al.* 1972). Lors d'une piquûre, il est sans doute déposé sur l'ennemi en même temps que la sécrétion de la glande de Dufour. Ceci incite les compagnes recrutées à piquer l'intrus au même endroit ce qui augmente considérablement l'efficacité du mécanisme.

En même temps que la recruteuse qui pique stimule l'ardeur des compagnes, elle doit se protéger elle-même d'une agressivité aveugle : cette protection peut être rendue nécessaire si la sécrétion de la glande à poison reste collée à l'aiguillon par exemple. Elle émet alors une phéromone d'origine mandibulaire qui est inhibitrice de l'agressivité. Cette substance protège efficacement les Fourmis des attaques éventuelles de leurs propres congénères.

Ainsi, grâce à l'emploi simultané ou successif de comportements tactiles et d'émissions de diverses phéromones, la réponse pourra être exactement adaptée à la nature de la nourriture. Depuis la quasi absence de recrutement - dans le cas d'eau pure - jusqu'à une réponse collective grâce à un recrutement intense dans le cas d'une grosse proie ou d'un ennemi, toutes les situations reçoivent une réponse exactement adaptée aux besoins.

c) Recrutement de groupe sans leader

Désormais les Fourmis recrutées par un comportement d'invitation, qui d'ailleurs n'est pas toujours obligatoire, sortent du nid et se dirigent vers la nourriture, guidées par les seules traces chimiques.

Le cas de Myrmica scabrinodis

Les techniques d'étude sont les mêmes que pour *Myrmica rubra* : elles font appel à l'examen photographique des traces abdominales laissées en diverses circonstances sur des lames de verre enfumées (Cammaerts 1980). Le comportement de la recruteuse est fonction de la nature de la nourriture et comme chez *M. rubra* il y a dépôt d'une piste à l'aide de la glande à poison, tant sur le trajet aller que sur le trajet retour. Dans le nid la recruteuse exécute un comportement d'invitation marqué par des échanges antennaires et

par des trophallaxies. Toujours dans le nid, il peut y avoir, en outre, émission d'une sécrétion attractive et stimulante qui a sans doute pour origine la glande de Dufour. Mais la nouveauté, c'est qu'ici la recruteuse revient seule vers la nourriture, en renforçant sa piste aller. Les congénères du nid suivent à distance en se guidant sur la seule piste.

Ainsi chez *Myrmica scabrinodis*, le recrutement de groupe est de courte durée et limité à l'intérieur du nid. Il incite seulement les ouvrières à sortir ; les congénères ne sont donc pas guidées par la recruteuse ; elle trouve seule la piste déposée par la première ouvrière et la suivent individuellement jusqu'à la nourriture.

Cammaerts (1981) a comparé les techniques de recrutement pratiquées par plusieurs espèces de *Myrmica* (fig. 88) très proches par leur phylogénèse mais aussi par leur habitat et leur biologie. Dans le cas où la nourriture est de l'eau sucrée les stratégies sont les suivantes :

Myrmica rubra : dépôt d'une phéromone de piste (glande à poison) entre la nourriture et le nid, par la recruteuse. Parvenue à proximité du nid, elle présente le comportement d'invitation (course rapide et chocs brusques de la tête et des antennes) qu'elle poursuit à l'intérieur du nid. Elle émet

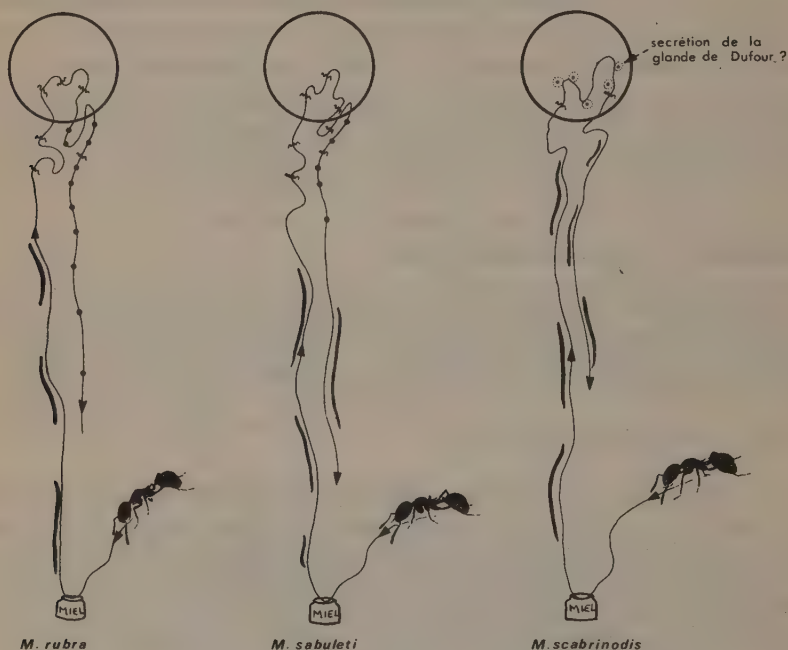


Fig. 88 : Comparaison des comportements de recrutement de trois espèces de *Myrmica* (*rubra*, *sabuleti*, *scabrinodis*) dans le cas d'eau sucrée. Mêmes symboles que fig. 87 (d'après Cammaerts, 1981).

ensuite une phéromone attractive (glande de Dufour), le long de la première partie de la piste qu'elle remonte en direction de la nourriture.

Myrmica sabuleti : toute la première partie de la séquence est semblable à la précédente mais la recruteuse lorsqu'elle remonte sa piste vers la nourriture, émet la phéromone attractive sur une distance plus courte. Par contre, elle utilise la glande à poison dans la deuxième partie du trajet vers la nourriture.

Myrmica scabrinodis : chez cette espèce l'émission de la sécrétion attractive se produit uniquement à l'intérieur du nid et non plus le long de la piste. Par contre, comme chez *M. sabuleti* il y a dépôt d'une piste lors du trajet vers la nourriture.

Tout en utilisant les mêmes techniques de base (comportement d'invitation, balisage d'une piste et émission d'une phéromone attractive) les trois espèces étudiées présentent des caractéristiques qui leur sont propres et qui peuvent être liées à des conditions écologiques particulières.

Le cas de Pheidole pallidula

Chez cette espèce présentant un fort polymorphisme avec présence d'ouvrières à grosse tête (soldats), le recrutement est le suivant (Szlep-Fessel 1970) : une ouvrière qui a trouvé une proie revient en traçant une piste jusqu'au nid et même à l'intérieur. Les consœurs alertées par l'odeur peuvent sortir et suivre la piste en l'absence de toute autre stimulation. Mais le plus souvent (2/3 des cas) la sortie des ouvrières recrutées fait suite à un comportement d'invitation qui a lieu dans le nid et comprend trois aspects :

- une course à grande vitesse ;
- des sautilllements et des oscillations du corps ;
- des battements accélérés d'antennes.

Le recrutement des soldats, bien plus que celui des ouvrières, résulte du comportement d'invitation (96 % des cas). D'autre part les ouvrières recruteuses exécutent la dernière partie de la séquence comportementale du recrutement, c'est-à-dire les battements d'antennes, de préférence devant un soldat.

Ainsi lorsque la nature de la source de nourriture exige la présence de soldats (proie animale qui nécessite un découpage), le recrutement s'effectue presque toujours par l'intermédiaire de la parade motrice et il comprend les battements d'antennes.

Si la nourriture est liquide, ne nécessitant alors que des ouvrières, le comportement d'invitation n'est pas indispensable et il n'exige pas les contacts antennaires : la piste chimique peut alors suffire.

Dans tous les cas la piste est suivie en l'absence de la recruteuse.

Le cas de Camponotus pennsylvanicus

Chez la Fourmi charpentière qui creuse des galeries dans le bois mort, Traniello (1977) a observé des déplacements qui semblent suivre des pistes chimiques.

En effet la recruteuse revient au nid en pressant son abdomen sur le sol. Dans le nid elle exécute un comportement d'invitation très semblable à celui pratiqué par les autres *Camponotus* : mouvements vibratoires de la tête et du thorax dans un plan horizontal, interrompus par des échanges trophallactiques. La Fourmi alertée devient active, sort du nid et recherche la piste. Mais à la différence des autres Camponotes, l'ouvrière de la Fourmi charpentière n'a pas besoin d'être guidée par un leader jusqu'à la nourriture ; elle suit la piste d'elle-même.

Ceci est lié au fait que cette piste a un rôle double dû à la superposition des sécrétions de deux glandes : le tube digestif postérieur émet un produit qui a valeur de phéromone de piste orientant les Fourmis vers la source de nourriture et constituant un signal de longue durée ; la glande à poison émet pour sa part une sécrétion attractive qui excite les ouvrières et les recrute ; Traniello relate en effet que des ouvrières non stimulées tactilement et parvenues au voisinage de la piste manifestent une excitation particulière, recherchent la piste et la suivent.

Au total cette Fourmi atteint un degré d'évolution supérieur à celui rencontré chez les autres Camponotes puisqu'elle peut se passer de leader dans ses déplacements alimentaires.

Ce comportement est assez largement répandu ; chez *Monomorium venustum* et *Tapinoma israelis* Szlep-Fessel et Jacobi (1967) ont décrit des mouvements oscillatoires de recrutement exécutés dans le nid par la recruteuse : oscillations du corps, mouvements en avant de la tête et battements accélérés des antennes ont pour résultat de faire sortir des pourvoyeuses qui se dirigent alors vers la nourriture grâce à une piste odorante.

Le cas des Fourmis tisserandes

Nous avons déjà mentionné le rôle d'une formation glandulaire particulière - la glande rectale - dans l'émission des phéromones de piste chez *Oecophila longinoda* d'Afrique. En fait, la Fourmi tisserande offre une richesse extrême en matière de recrutement, puisque Hölldobler et Wilson (1978 a, b) en distinguent cinq, modulés par le jeu des émissions de deux glandes différentes associé à des comportements tactiles. Nous ne décrivons ici que les trois principaux.

Recrutement vers la nourriture

Lorsque les ouvrières ont découvert une source de nourriture trop importante pour être exploitée individuellement elles vont recruter des congénères en combinant signaux chimiques et signaux tactiles. Il y a d'abord dépôt d'une piste sous forme d'arabesques discontinues centrées autour de la provende puis les Fourmis prennent le chemin du nid en traçant une piste odorante principale. Toutes ces pistes sont dues au contenu de la glande rectale (*fig. 89*). Lors des rencontres avec des congénères sur le trajet du retour, les pourvoyeuses exécutent un comportement d'invitation marqué par des contacts antennaires et des offrandes alimentaires.

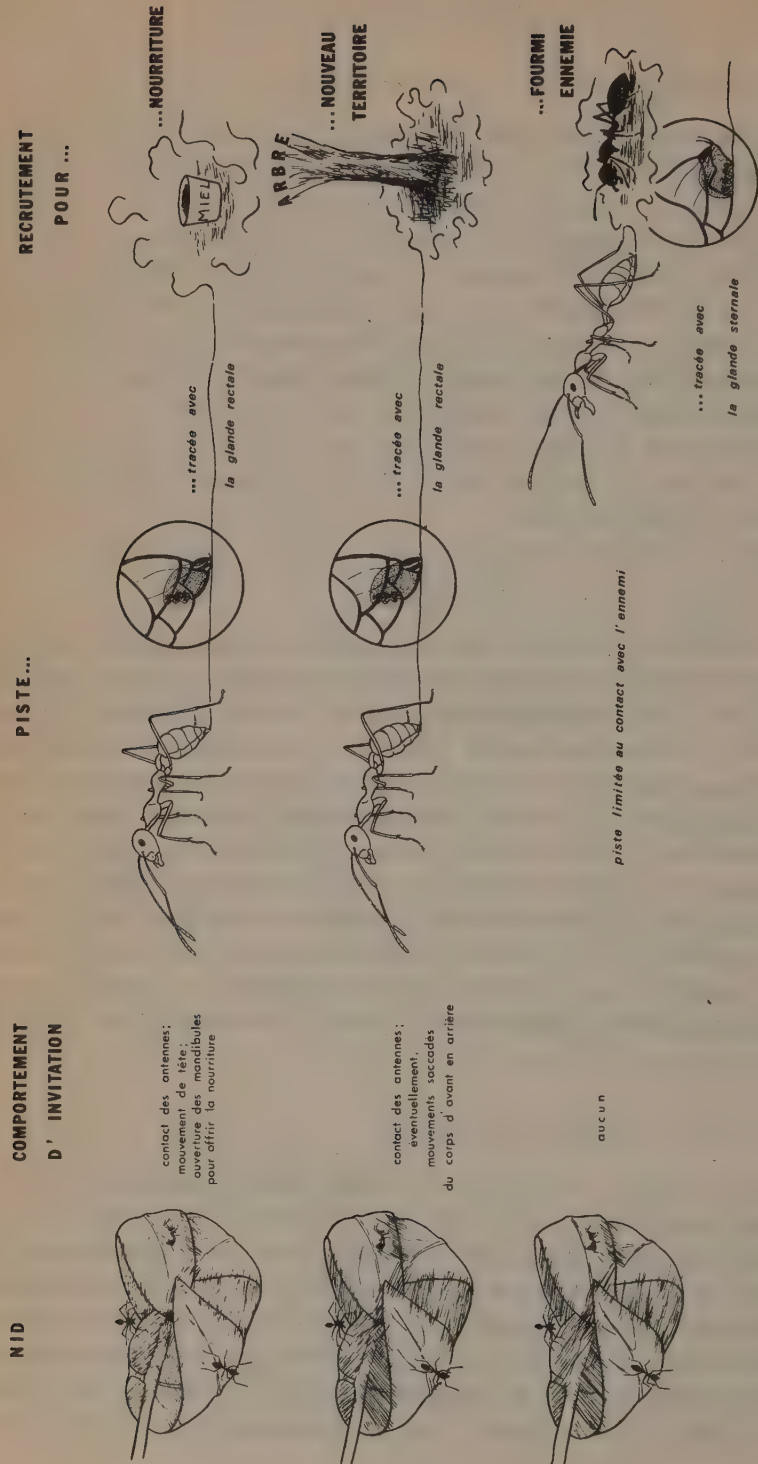
Ce comportement est plus particulièrement développé lorsque la nourriture est constituée par du miel ou une solution sucrée ; il est moins vigoureux si l'on offre une proie animale.

Recrutement vers un nouveau territoire

Lorsqu'on offre aux Oecophyles la possibilité de pénétrer sur un nouveau territoire proche du nid, elles l'explorent rapidement et sans hésitation. Les ouvrières sont alors extrêmement agressives ; au moindre objet se déplaçant dans leur champ visuel, elles prennent une attitude caractéristique d'hostilité : se tournant vers la source du stimulus, elles se dressent lentement sur leurs pattes, redressent leur abdomen et ouvrent largement leurs mandibules. L'exploration terminée les ouvrières messagères retournent au nid. Comme précédemment, elles tracent une piste à l'aide de la glande rectale (*fig. 89*). Lorsqu'elles rencontrent une congénère, elles font halte, la touchent vigoureusement des antennes et effectuent des mouvements vifs et saccadés d'avant en arrière ; il n'y a pas offre de nourriture. Souvent la messagère retourne en arrière vers le nouveau territoire, l'abdomen traînant au sol, puis elle reprend sa marche vers le nid.

Recrutement à petite distance pour l'assaut

Lorsqu'on introduit une Fourmi étrangère sur le territoire de la tisse-rande, les *major* présentent un nouveau comportement. Elle s'efforcent de saisir l'intruse mais échouent souvent. Elles la repoussent alors en laissant traîner l'abdomen sur le sol, dessinant des arabesques autour de l'ennemie. Cette fois l'abdomen est plus aplati sur le sol, si bien que c'est la glande sternale - dont nous avons parlé plus haut - qui vient en contact avec le substrat (*fig. 89*). Les congénères qui se trouvent dans un rayon de 10 cm sont attirées par les dépôts odorants et se dirigent vers la recruteuse. Recruteuse et recru-



piste limitée au contact avec l'ennemi

Fig. 89 : Combinaison des recrutements tactile et chimique dans diverses circonstances chez la Fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* (modifié d'après Hölldobler et Wilson, 1978).

tées, sans échanger de signaux antennaires, se déplacent ensemble vers l'ennemie qui sera mise en pièces. De tous les recrutements, celui-ci est le seul à mettre en œuvre la glande sternale.

En fait *Myrmica scabrinodis*, *Pheidole pallidula*, *Camponotus pennsylvanicus*, *Oecophylla longinoda*, offrent un système de recrutement qui fait la transition entre recrutement de groupe et recrutement de masse que nous allons décrire. Du premier type, ils ont conservé l'existence d'une parade tactile qui alerte les consœurs du nid et du second ils ont déjà l'utilisation de la piste chimique sans intervention d'un leader. Que les contacts tactiles, internes au nid, viennent à disparaître (ils ne sont déjà plus obligatoires chez *Pheidole pallidula* et *Camponotus pennsylvanicus*), il ne reste plus alors que la communication chimique caractéristique du recrutement de masse.

d) Recrutement de masse

Dans cette technique de recrutement, l'acte principal est le dépôt d'une trace chimique par la pourvoyeuse et il n'y a plus de comportement d'invitation.

La Fourmi de feu

Nous avons déjà parlé de la piste chimique établie par les *Solenopsis* dans le chapitre consacré à l'orientation. Rappelons que la sécrétion déposée par la messagère exerce une attraction sur les congénères qui suivent la piste à leur tour. Aucun autre stimulus n'est nécessaire pour inciter les ouvrières à remonter la piste. Mais l'information n'est pas seulement qualitative ; elle contient de nombreux éléments sémantiques comme nous allons le voir (Wilson 1959-1962 a).

Les premières ouvrières recrutées qui parviennent à la nourriture adoptent le même comportement que la première pourvoyeuse : elles reviennent au nid par le même chemin et tracent une piste à leur tour ; ce renforcement de la piste augmente la concentration en phéromone ce qui a pour effet d'augmenter le nombre d'ouvrières recrutées. Il est d'ailleurs facile de montrer que le nombre d'ouvrières attirées augmente avec la quantité de phéromone offerte : des tiges de verre de section croissante, trempées dans la sécrétion de la glande de Dufour, recrutent les ouvrières selon une progression linéaire. La société de *Solenopsis* est ainsi capable par ce biais d'ajuster exactement le nombre de récolteuses à mettre en œuvre à l'importance de la source alimentaire à exploiter.

La durée d'efficacité de la piste dépend de facteurs comme la température ou la nature du sol. Ainsi sur une plaque de verre, la piste déposée par une seule ouvrière reste active environ 104 secondes alors que sur du papier buvard elle peut persister jusqu'à 20 minutes.

Dans un autre travail sur la même Fourmi, Hangartner (1969) montre que des informations concernant la nourriture peuvent être communiquées par le biais de la piste tracée par *une seule* ouvrière pourvoyeuse. Le dispositif expérimental oblige les Fourmis recruteuses à traverser une lame de verre recouverte de noir de fumée ; on peut ainsi relever les traces laissées par les ouvrières dans leur déplacement. Hangartner note alors quatre sortes de marques (fig. 90) :

- des traces de pattes : l'ouvrière se déplace l'abdomen relevé ;
- des traces de poils : l'abdomen est légèrement abaissé, seuls les poils qui garnissent l'extrémité abdominale frottent au sol laissant des traces parallèles ;

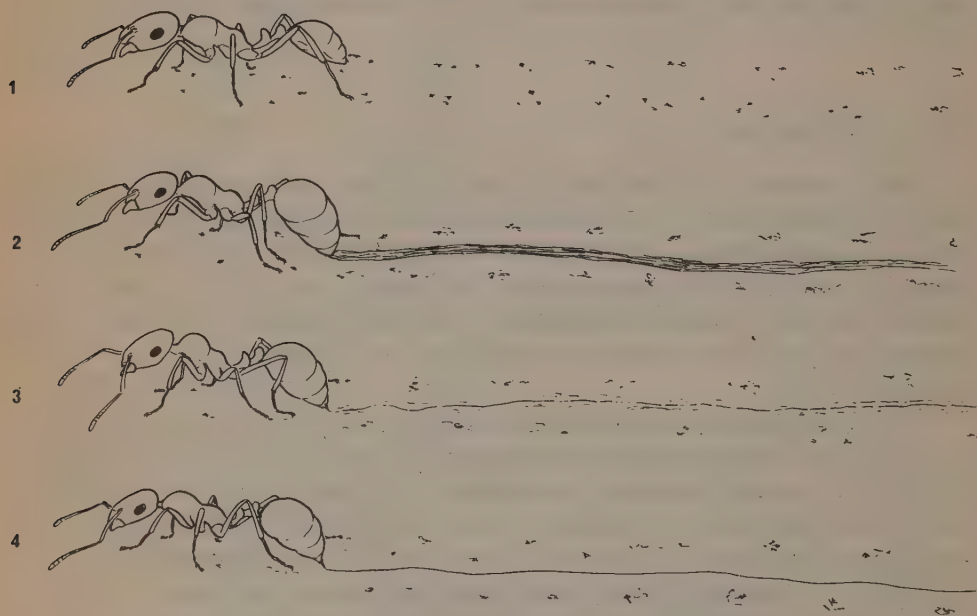


Fig. 90 : Utilisation de la phéromone de piste chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Les fourmis circulent sur le bristol enfumé et y laissent des empreintes. 1: ouvrière revenant bredouille ; il n'y a que des traces de pattes ; 2 à 4 : l'ouvrière a trouvé une source de nourriture plus ou moins abondante ; en 2, trace des poils abdominaux ; en 4, trace de l'aiguillon ; en 3, traces mixtes (d'après une photographie d'Hangartner, 1969).

- des traces mixtes : l'abdomen est dans la même position que précédemment mais l'aiguillon et les poils touchent le sol ; il n'est pas sûr que la phéromone soit émise ;

- des traces d'aiguillon : cette fois l'aiguillon est entièrement dévaginé et il est seul à marquer le sol.

En notant le type de marques, la longueur et la vigueur de la trace laissée par l'aiguillon, Hangartner a évalué la quantité de phéromone déposée. Il démontre ainsi que le pourcentage de traces laissées par l'aiguillon est d'autant plus fort que la Fourmi s'est plus longtemps abreuvée, qu'elle a subi un jeûne plus long, qu'on lui offre de l'eau plus sucrée, que la nourriture est plus proche.

*La Fourmi champignonniste *Atta cephalotes**

Le mécanisme est analogue bien qu'un peu plus compliqué chez la Fourmi champignonniste *Atta cephalotes* (Jaffe et Howse 1979) : sur le chemin de retour, la Fourmi qui a découvert la nourriture laisse une piste (glande à poison) mais aussi s'arrête lorsqu'elle rencontre une consœur qui la touche alors des antennes puis court vers la source de nourriture. Il y a donc ici au moins deux types de communications : l'une chimique (phéromone de piste), l'autre tactile impliquant le contact entre les partenaires.

La piste chimique informe sur la qualité du feuillage offert à ces champignonnistes : si après le balisage d'une piste conduisant à du chou, on offre aux ouvrières de la ronce, aliment qu'elles préfèrent, on remarque que la première piste est désertée au profit de la seconde qui mène à la ronce. L'information chimique renseigne donc sur la qualité de la nourriture.

Le nombre des Fourmis champignonnistes recrutées varie en fonction de divers paramètres étudiés par ces mêmes auteurs dont les principaux sont la concentration en phéromone et le besoin de nourriture : des ouvrières à jeun sortent en plus grand nombre que des ouvrières repues.

Ainsi la trace laissée par une seule ouvrière, donc la quantité de phéromone émise, tient compte des besoins de la société (plus ou moins affamée), de la richesse et de la proximité de la nourriture. La communication (ou le recrutement) de masse n'est pas aveugle et s'adapte parfaitement à l'état présent de la colonie.

On peut donc discerner une évolution à travers le recrutement pour la nourriture depuis des systèmes permettant des recrutements individuels jusqu'aux systèmes permettant un recrutement collectif (Hölldobler 1978 ; Lenoir et Jaisson 1982). Dans l'évolution vers un système plus perfectionné la part jouée par les signaux mécaniques échangés entre les Fourmis devient

moins importante, alors que celle jouée par les signaux chimiques augmente (fig. 91). Dans ce dernier cas, le comportement d'invitation est devenu inutile et a disparu. Il faut noter que cette évolution peut se retrouver au sein d'un même genre ; ainsi *Camponotus sericeus* présente un recrutement d'un seul individu par tandem running très primitif. Chez *Camponotus socius* le recrutement intéresse cinq à trente ouvrières toujours par tandem running. Enfin chez *Camponotus pennsylvanicus*, s'il y a toujours présence d'un comportement d'invitation, il n'y a plus de leader et de très nombreuses ouvrières sortent du nid guidées par la seule trace chimique.

7. LE COMPORTEMENT D'ALARME

a) Alarme et défense

Le comportement d'alarme des Fourmis se manifeste lorsqu'un échange rapide d'informations est nécessaire face à un danger potentiel. En fait le terme d'alarme est très général et recouvre un grand nombre d'activités. On peut comme Robertson (1971) décomposer l'alarme en deux activités successives : l'*alerte* caractérisée par un arrêt de l'activité, la tête se relève et les antennes s'immobilisent ; l'*activation* qui est marquée par un déplacement plus ou moins rapide orienté ou non vers la source de la perturbation. L'alarme devient alors le prélude à une action ultérieure qui n'est d'ailleurs pas obligatoirement liée à une activité de défense de la société : comportements agressifs, fuite, assistance à un congénère, travaux de construction, récolte, etc.

Dans les descriptions qui vont suivre, les Fourmis seront considérées comme alarmées lorsqu'il y a augmentation de leur vitesse de déplacement, lorsqu'elles effectuent un mouvement directionnel vers une source de perturbation (attraction) ou à l'opposé de cette même source (répulsion), lorsqu'elles adoptent une posture de menace : ouverture des mandibules, extrusion de l'aiguillon, lorsqu'elles attaquent ou au contraire lorsqu'elles montrent un comportement de panique (Parry et Morgan 1979).

L'alarme est marquée à la fois par l'émission de signaux chimiques et de substances de défense sur lesquelles il convient de dire quelques mots.

Formicinae

L'émission des substances de défense est souvent accompagnée de postures typiques qui ont aussi un rôle dans l'effet dissuasif. Par exemple, les espèces du genre *Formica* recourbent leur abdomen entre les pattes posté-

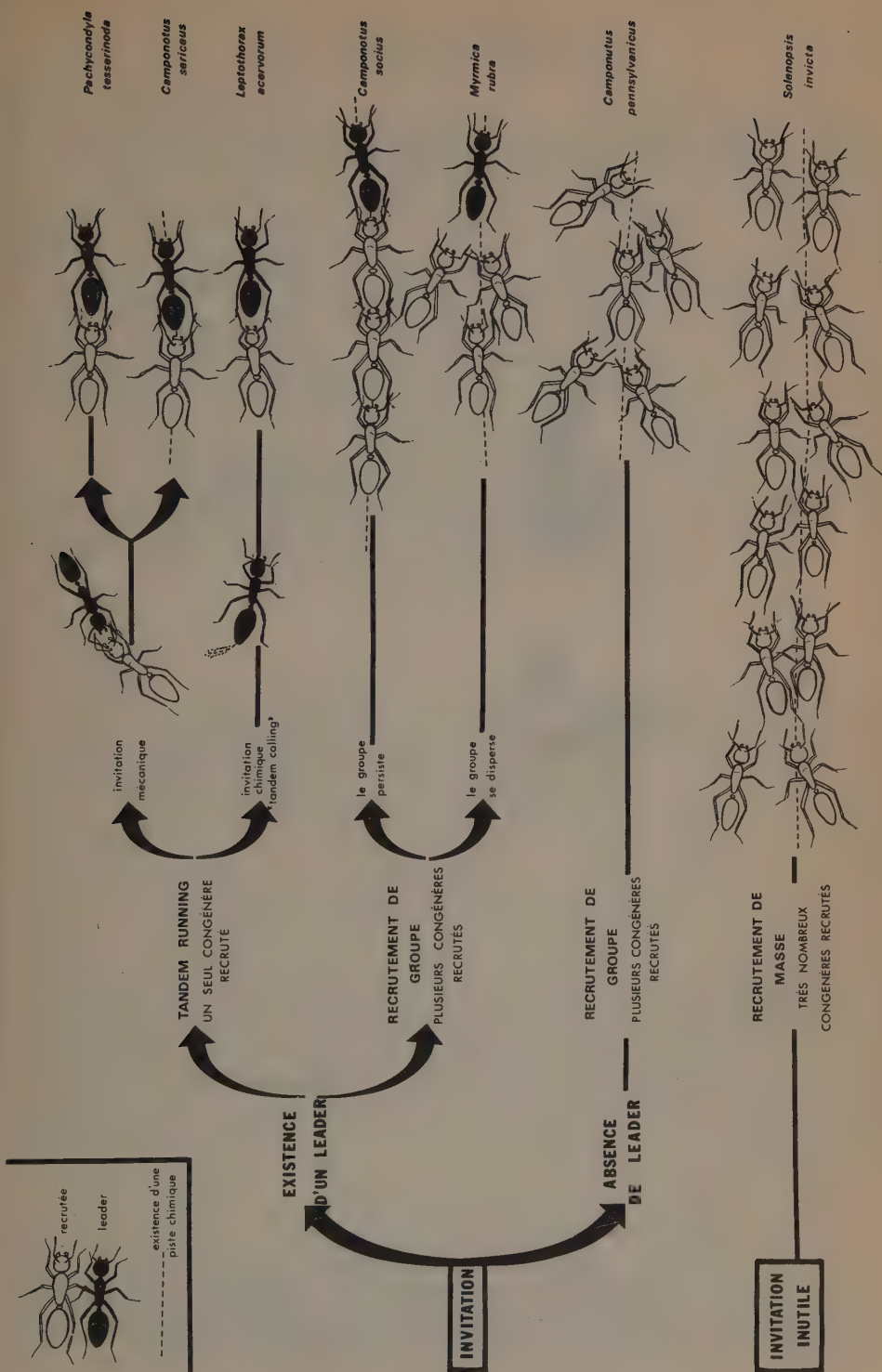


Fig. 91 : L'évolution du recrutement vers une source de nourriture (modifié d'après Lenoir et Jaisson, 1982).

rieures et arrosent l'ennemi d'un jet d'acide formique qui agit à la fois comme produit d'alarme pour les congénères et comme produit de défense contre l'intrus (Hölldobler 1970 a) (fig. 92).

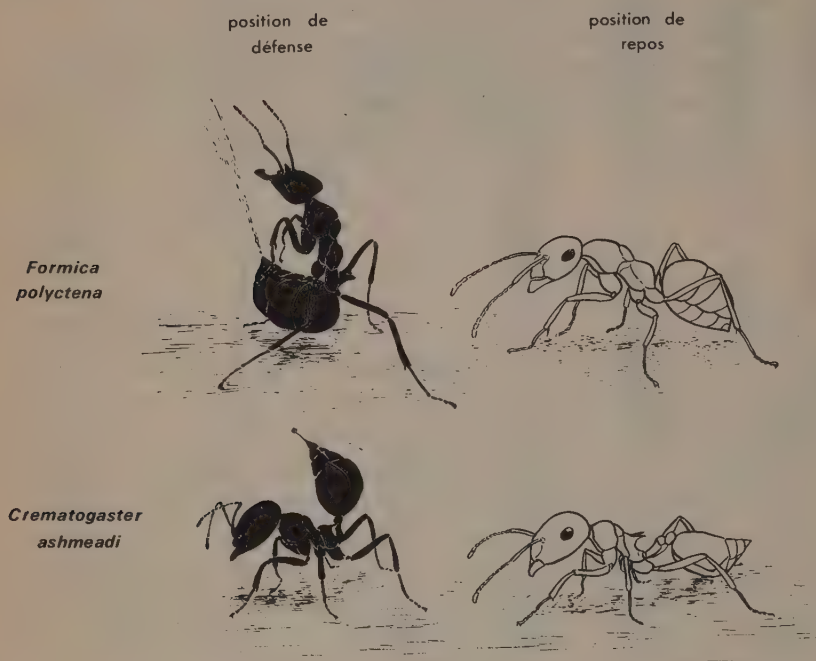


Fig. 92 : Postures de défense (d'après Hölldobler, 1970).

Le double rôle - alarme et défense - peut être dévolu aussi aux glandes mandibulaires comme chez la Fourmi australienne *Calomyrmex*. Les ouvrières qui montent la garde à l'entrée du nid sécrètent, lorsqu'elles sont inquiétées, deux gouttelettes d'une sécrétion écarlate qui miment deux yeux rouges. Cette sécrétion est originaire des glandes mandibulaires. Son rôle est multiple (Brough 1978) :

Rôle dans l'alarme

Des têtes écrasées ou des glandes mandibulaires déterminent une alarme générale. Les ouvrières du voisinage accélèrent leur démarche et font vibrer leurs antennes. Le comportement d'agression avec morsure est pour sa part déterminé par la présentation du contenu de la glande à poison.

Rôle dans la défense

La sécrétion des glandes mandibulaires gêne considérablement les Fourmis sur lesquelles elle est projetée. *Iridomyrmex purpureus* (la Fourmi à viande) se nettoie vigoureusement lorsqu'elle est touchée. L'effet mécanique est accru par le fait que la sécrétion devient visqueuse à l'air libre. Toutefois elle ne semble pas toxique. Elle agit aussi par son rôle répulsif. Sa présence dans une source de nourriture dissuade les Fourmis à viande d'approcher. Ce rôle répugnatoire s'exerce aussi à l'égard des petits Vertébrés qui pourraient capturer les Fourmis : presque tous les marsupiaux testés évitent ou rejettent les ouvrières de *Calomyrmex*. Il semble que cette répugnance soit due à la fois à l'odeur et à la couleur vive de la sécrétion qui agirait alors comme un signal d'alarme. Brough (1976) remarque d'ailleurs que les gouttes de sécrétion sont successivement émises puis réabsorbées ce qui lui fait penser à des flashes lumineux renforçant le signal d'alarme.

Myrmicinae

Ici encore une posture particulière peut être prise. Les ouvrières de *Crematogaster* dressent leur abdomen à la verticale et font saillir leur aiguillon au bout duquel on peut voir perler une gouttelette de venin (fig. 92). Ce venin est le plus souvent injecté chez les Myrmicinae puisque ces Fourmis possèdent un aiguillon. Projeté ou injecté le venin est toxique. Ce sont bien sûr les petits Invertébrés qui sont visés mais l'Homme n'est pas à l'abri de piqûres accidentelles. A cet égard la Fourmi de feu américaine *Solenopsis invicta* est redoutable. Sa piqûre est aussi douloureuse que celle d'une abeille, la sensation de brûlure étant à l'origine du nom vernaculaire. Les maladroits qui perturbent son nid en dôme reçoivent plusieurs centaines de piqûres en quelques secondes car sa férocité dans l'attaque est extrême (Frazier 1968). Chaque ouvrière mord la peau avec ses mandibules puis tourne autour de sa position d'ancrage en piquant plusieurs fois. La douleur est immédiate. Plus tard des pustules de quelques millimètres de diamètre se développeront et persisteront huit à dix jours. Elles peuvent être le siège d'infections secondaires. Les dégâts peuvent être plus dramatiques pour... les ivrognes. Smith et Smith (1971) rapportent que chaque année l'hôpital de Houston reçoit une dizaine de patients présentant une multitude de lésions : ce sont tous des alcooliques qui se sont écroulés après des libations nocturnes au bord d'un chemin, au creux d'un fossé ou sous un pont, etc. Le Dieu des ivrognes n'étant pas au rendez-vous, ils ont eu la malchance de s'allonger directement sur un nid de *Solenopsis*. Lorsqu'on les retrouve le lendemain,

leurs corps est couvert d'environ 5 000 piqûres ! Une lotion à base d'oxyde de zinc et d'hydrocortisone les remet sur pied en dix jours. Même pour les gens plus sobres, cette Fourmi constitue une plaie. On estime (Lofgren et Adams 1982) que 32 % des habitants de la région infestée sont piqués au moins une fois par an : 1 % d'entre eux, soit environ 122 000 personnes, doivent recevoir des soins médicaux ce qui entraîne 2,84 millions de dollars de dépenses !

La Fourmi de feu commet aussi des dégâts dans le domaine agricole en gênant énormément la moisson du soja, qui doit être coupé près du sol. Pour éviter de détériorer les barres de coupe au contact des nids épigés, les conducteurs de moissonneuses doivent soulever leurs lames, perdant ainsi cinq hectolitres de graines par hectare. Au total 7 254 000 hectolitres de graines, d'une valeur de 125 millions de dollars, ont été perdus aux U.S.A. en 1981.

Ponerinae

La plupart sont pourvues d'un aiguillon fonctionnel mais certaines espèces ont mis au point un mécanisme de défense très particulier. Lorsque *Pachycondyla tridentata*, une Ponérine de Malaisie, est saisie par une Fourmi ennemie, un *Pheidole* par exemple, elle émet par l'extrémité abdominale une matière protéique sous la forme d'un long fil écumeux qui peut atteindre dix centimètres. L'agresseur, arrosé par cette substance, est rapidement englué et ne songe plus alors qu'à se dégager et à fuir. Cette substance visqueuse est produite par une énorme glande à venin (Maschwitz *et al.* 1981).

b) Les signaux chimiques : allomones et phéromones

Nous avons vu dans le chapitre 7 que les Fourmis émettent des signaux chimiques soit à l'intention d'individus de leur propre espèce, les *phéromones*, soit à l'intention d'individus appartenant à d'autres espèces, les *allomones*. Voyons sur un exemple précis l'utilisation des allomones.

Diplorhoptrum fugax est une minuscule Fourmi largement répandue en Europe. Bien qu'elle puisse vivre de manière parfaitement autonome on la trouve le plus souvent associée à de nombreuses autres espèces. En fait on sait depuis longtemps qu'elle construit de petits tunnels qui aboutissent dans les chambres à couvain de l'espèce voisine. Les ouvrières de *Diplorhoptrum* empruntent ces souterrains et s'emparent du couvain qu'elles ramènent dans leur propre société pour le dévorer.

Pendant longtemps on a pensé que c'est leur petite taille qui leur permettait d'échapper à la Fourmi pillée. Hölldobler (1973 b) a montré que le comportement de la « Fourmi voleuse » est beaucoup plus élaboré. Pendant qu'elle envahit les chambres à couvain elle dépose une allomone fortement répulsive fabriquée par sa glande à poison. Cette substance empêche les ouvrières de l'espèce pillée de réagir et de défendre leurs larves. Au laboratoire l'effet répulsif a été vérifié sur 18 espèces de Fourmis.

L'analyse de la sécrétion (Blum *et al.* 1980) a révélé que la partie efficace est l'isomère *trans* de la butyl-2 heptylpyrrolidine-5. Cet alcaloïde détermine les mêmes réactions que le contenu de la glande à poison. Déposé par exemple sur les larves de six espèces de Fourmis placées dans l'arène de récolte, il détermine les ouvrières à éviter soigneusement leur propre couvain alors que les larves témoins non traitées sont très vite ramenées au nid.

Cette substance est un élément clef dans la stratégie de pillage du *Diplo-rhoptrum*. Les ouvrières de la Fourmi voleuse utilisent le contenu de leur glande à poison pour désarmer comportementalement les ouvrières des espèces pillées.

Les allomones sont employées également en cas de compétition pour l'accès à la nourriture entre espèces habitant le même biotope. C'est ce qui se passe au cours d'interactions compétitives qui opposent la Fourmi pot de miel *Myrmecocystus mimicus* à *Iridomyrmex pruinosus* (Hölldobler 1982 d). Malgré sa petite taille cette dernière espèce parvient à bloquer son adversaire dans son nid en combinant intimidation physique et arme chimique. En effet les ouvrières d'*Iridomyrmex* s'approchent de l'ouverture du nid de leur adversaire et lorsqu'une ouvrière *Myrmecocystus* passe la tête, elles sautillent sur place puis font demi-tour et pointent leur abdomen en direction de l'ennemi. Le procédé est renouvelé jusqu'à ce que le *Myrmecocystus* disparaisse dans son nid. Ce comportement suggère que l'*Iridomyrmex* a déchargé le contenu d'une glande en direction du concurrent. Effectivement, au laboratoire, Hölldobler a montré que le contenu de la glande anale (voir plus bas), de la Dolichodérine, fait fuir les ouvrières de la Fourmi pot de miel.

Mais bien évidemment ce sont les substances permettant de communiquer entre ouvrières d'une même espèce - les phéromones - qui jouent le plus grand rôle dans l'alarme.

Les premières observations sur la nature chimique de la communication d'alarme sont dues à Sudd (1957) : les ouvrières de *Monomorium pharaonis* réagissent par la fuite lorsqu'on écrase un congénère dans leur voisinage. Wilson (1958 b) puis Butenandt *et al.* (1959) remarquent que les ouvrières de *Pogonomyrmex badius* ou d'*Atta sexdens* émettent, lorsqu'elles sont inquiétées, une substance odorante contenue dans leur glande mandibulaire.

c) Origine des phéromones d'alarme (cf. fig. 4)

L'origine glandulaire des phéromones d'alarme présente une certaine variation liée à la sous-famille mais moins importante que pour les phéromones de piste.

La glande anale, les glandes pygidiales

Le comportement d'alarme des Dolichoderinae est induit par l'émission du contenu d'une glande bifide située dorsalement à l'extrémité de l'abdomen, la glande anale découverte par Pavan et Ronchetti (1955). L'alarme se traduit le plus souvent par une agitation intense des ouvrières comme chez *Tapinoma sessile* (Wilson et Pavan 1959) et *Iridomyrmex pruinosus* (Blum et al. 1966). Chez *Tapinoma erraticum*, Maschwitz (1964, 1966) décrit les réactions des ouvrières à la présentation des glandes anales : elles courent en tous sens autour des glandes, les mandibules largement ouvertes, traduisant ainsi un conflit entre les réactions d'attraction, d'agression et de combat : elles attaquent lorsqu'elles sont au voisinage de leur nid et fuient lorsqu'elles sont près de la source de nourriture.

La principale composante de la sécrétion des glandes anales des Dolichoderinae est une cétone dérivée des terpénoïdes, la méthyl-6 heptène-5 one-2 trouvée pour la première fois chez *Iridomyrmex detectus* (Cavill et Ford 1953). Depuis elle a été trouvée chez de nombreuses espèces des genres *Conomyrma*, *Dolichoderus*, *Liometopum* et *Tapinoma* (Blum et Hermann 1978). Son action sur l'activité motrice de *Tapinoma nigerrimum* a été étudiée par Lachaud et al. (1983) : 2 μ l de produit pur déterminent une perturbation supérieure à celle obtenue avec trois ouvrières écrasées ou avec dix glandes anales. La limite d'activité est obtenue pour des concentrations inférieures à 10^{-3} .

Deux autres cétones dérivées des terpénoïdes sont aussi responsables du comportement d'alarme des Dolichoderinae : la méthyl-4 hexanone-2 (Cavill et Hinterberger 1960 ; Blum 1969) et la méthyl-4 heptanone des *Tapinoma* (Trave et Pavan 1956). On connaît aussi des cétones non terpénoïdes comme l'heptanone-2 des *Azteca* (Blum 1969) et des cétones cyclopentyles (Wheeler et al. 1975).

Les phéromones de la glande anale ont aussi un rôle qui interfère avec celui joué par la sécrétion de la glande de Pavan qui on s'en souvient est une phéromone de piste : la sécrétion de la glande anale a un effet répulsif qui éloigne de leur piste les ouvrières d'*Iridomyrmex humilis* (Robertson et al. 1980).

Pendant longtemps on a considéré que la glande anale était spécifique des Dolichoderinae (Pavan et Trave 1958). En fait elle existe aussi chez de nombreuses Myrmicinae (Kugler 1978 ; Hölldobler et Engel 1978 ; Hölldobler 1982 a). Dans cette sous-famille elle porte le nom de glande pygidiale (Kugler 1978) car elle n'a aucune relation anatomique avec l'anus. Chez *Pheidole biconstricta* par exemple elle occupe une grande partie de l'abdomen (Hölldobler *et al.* 1976 ; Kugler 1978). Cette Fourmi développe des stratégies très complexes pour se défendre lors de l'invasion de son ennemi naturel, la Fourmi de feu (Wilson 1975, 1976). L'intrusion d'une seule ouvrière de ces *Solenopsis*, suffit à alarmer les ouvrières *minor* : elles vont recruter à des distances considérables des soldats à l'aide d'une phéromone de piste émise par la glande à poison. Mais le combat - toujours incertain - peut être évité par la manifestation d'un autre comportement qui implique l'utilisation de la glande pygidiale. Kugler (1979) a étudié son contenu : il y trouve deux sécrétions, l'une plutôt visqueuse, l'autre volatile ; cette dernière agit comme un répulsif à l'égard des Fourmis des autres espèces, en particulier des *Solenopsis* ; elle se comporte donc comme une allomone défensive. Il suffit par exemple d'écraser la glande pygidiale au fond d'un tube pour voir les *Solenopsis* se grouper à l'autre bout du tube. Si l'attaque n'est pas arrêtée, le composé visqueux entre en action. Projeté sur l'ennemi il s'épaissit aussitôt et englue les appendices. L'attaquant stoppe et entreprend immédiatement de nettoyer ses pattes et ses antennes, les fortes concentrations provoquant d'ailleurs très souvent sa mort.

Le contenu des glandes pygidiales agit aussi comme une phéromone d'alarme classique, c'est-à-dire qu'il alerte les congénères : en sa présence les ouvrières de *Pheidole* augmentent leur vitesse de locomotion et évitent de s'approcher de la source. Ainsi chez les *Pheidole*, la glande pygidiale remplace les glandes mandibulaires comme principale source de phéromone d'alarme. Chez *Novomessor cockerelli* la sécrétion très odorante de la glande pygidiale déclenche une « alarme panique » parmi les ouvrières agressées par des Fourmis légionnaires. Chez la Dacétine *Orectognathus versicolor* (Hölldobler 1981) elle détermine les congénères à sortir du nid pour se rendre sur les lieux d'une perturbation.

Les glandes pygidiales existent aussi chez des espèces très primitives comme *Aneuretus simoni* qui est la seule espèce actuellement représentée de la sous-famille des Aneuretinae. Leur contenu déclenche un comportement d'alarme agressif (Traniello et Jayasuriya 1982). Il en est de même chez une autre espèce très primitive *Nothomyrmecia macrops* qui appartient à la sous-famille des Nothomyrmecinae (Hölldobler 1982 a).

Les glandes mandibulaires

Ce sont par excellence les glandes responsables du comportement d'alarme chez de très nombreuses Fourmis. Leur rôle est reconnu chez les Ponerinae (Casnati *et al.* 1967 ; Fletcher 1971 ; Duffield et Blum 1973 a, b ; Crewe et Fletcher 1974 ; Longhurst *et al.* 1978, 1980). Chez les Dorylinae elles sont responsables de la mise en état d'alerte des soldats le long des colonnes de récolte, comportement décrit plus haut (Brown 1959). Si les Formicinae les plus primitives et les Formicinae esclavagistes ne possèdent que des glandes mandibulaires de petite taille (Wilson et Regnier 1971), les plus évoluées utilisent de façon remarquable leurs glandes mandibulaires. On peut citer *Acanthomyops claviger* (Regnier et Wilson 1968) dont nous reparlerons, de nombreux *Lasius* (Regnier et Wilson 1969 ; Blum *et al.* 1968 b ; Blum 1969 ; Bergström et Löfqvist 1970) et *Dendrolasius fuliginosus* qui a donné la dendrolasine, une des premières phéromones d'alarme identifiée (Pavan 1955 ; Bernardi *et al.* 1967).

Les Myrmicinae sont également très largement représentées parmi les espèces dont les glandes mandibulaires sont actives. En se limitant aux genres les plus connus on peut citer les *Crematogaster* (Blum *et al.* 1969 ; Crewe *et al.* 1969, 1970), les *Pogonomyrmex* (McGurk *et al.* 1966), les *Atta* (Blum *et al.* 1968 a ; Riley et Silverstein 1974), les *Solenopsis* (Wilson 1962 a, 1965), les *Myrmica* (Maschwitz 1966 ; Crewe et Blum 1970 ; Cammaerts-Tricot 1973 a, b, 1974 a, b, c ; Morgan *et al.* 1978).

Comme exemple du rôle joué par les glandes mandibulaires dans le comportement d'alarme nous avons choisi le cas de la Formicinae *Lasius umbratus* (Blum *et al.* 1968 b). Lorsque des ouvrières de *L. umbratus* sont mises en présence de têtes écrasées d'ouvrières sœurs, elles présentent un comportement typique d'alarme : la vitesse de déplacement augmente, les mandibules sont écartées et il y a parfois des sautilllements sur place suivis de la fermeture des mandibules sur un congénère trop proche. Le même comportement se produit en présence d'une glande mandibulaire. La glande mandibulaire est formée d'une région sécrétrice et d'un réservoir de grande taille qui atteint 0,25 mm de diamètre. La sécrétion emprunte un court canal qui s'ouvre à la base de la mandibule. L'ensemble est très facile à disséquer : il suffit de tirer avec précaution sur les mandibules en les désarticulant, la glande suivant le mouvement. En ce qui concerne la nature de la sécrétion, Blum *et al.* ont trouvé qu'à côté d'un alcane (*n*-hendécane) et d'une cétone aliphatique (*n*-tridécano-2) il y avait surtout des substances terpénogènes : un alcool, le citronellol, qui représente 85 % de la sécrétion et un aldéhyde, le citronellal. Des essais biologiques montrent que le citronellal fonctionne comme déclencheur de l'alarme alors que le citronellol joue sans doute un rôle défensif.

La glande de Dufour

Elle joue un rôle actif chez les Formicinae esclavagistes (Wilson et Regnier 1971) qui, nous l'avons vu, ont des glandes mandibulaires réduites. Chez les esclavagistes *Formica subintegra*, *F. pergandei* et *F. sanguinea* la glande de Dufour est énorme et contient de grandes quantités d'acétates. Pendant les raids de pillage, ces composés, largement répandus, ont un double effet : ils excitent et recrutent les congénères de l'espèce esclavagiste mais répulsent et dispersent dans un comportement de panique les ouvrières de l'espèce pillée un peu comme nous l'avons vu chez *Diplorhoptrum fugax*.

Les Formicinae non esclavagistes ont une glande de Dufour de dimension plus modeste. Elle renferme un composé majeur, le *n*-undécane responsable du comportement d'alarme de très nombreuses espèces : *Acanthomyops claviger* (Regnier et Wilson 1968), *Camponotus ligniperda*, divers *Lasius* et *Formica* (Bergström et Löfqvist 1970, 1972, 1973). On le trouve aussi chez les Fourmis tisserandes dont nous parlerons plus loin.

Chez les Myrmicinae comme *Myrmica rubra* la glande de Dufour joue un rôle complexe qui sera analysé dans un autre paragraphe.

La glande à poison

Elle renferme principalement l'acide formique isolé pour la première fois il y a plus de 300 ans (Wray 1670). Chez *Formica rufa* (Löfqvist 1976) l'acide formique déclenche un comportement d'alarme typique avec, dans l'ordre, arrêt du déplacement, redressement des antennes qui balaient l'espace, ouverture des mandibules, reprise de la marche antennes en avant, accélération de la marche qui devient une course précipitée et éventuellement attaque de l'intrus.

On retrouve l'acide formique chez d'autres *Formica* et chez des *Camponotus* (Maschwitz 1964, Ayre et Blum 1971).

La glande à poison des Myrmicinae contient aussi des phéromones d'alarme comme chez *Myrmecaria natalensis* (Quilico *et al.* 1960), *Pogonomyrmex badius* (Hölldobler et Wilson 1970) ou encore *Myrmica rubra* (Tricot *et al.* 1972).

Les glandes rectales

La seule mention d'une phéromone d'alarme élaborée par le rectum est faite par Robertson (1971) chez *Myrmecia gulosa* représentant de l'archaïque sous-famille des Myrmeciinae. Cette espèce qui possède encore des caractères des Vespoïdes ancêtres des Fourmis, chasse habituellement en solitaire. Tou-

tefois l'attaque est collective lorsque l'expérimentateur dépose une proie près de l'entrée du nid. Dans ces conditions, au cours de la piqure, une phéromone produite par la glande de Dufour déclenche l'agressivité. Ce comportement est encore augmenté par l'entrée en jeu d'une sécrétion rectale.

d) Nature chimique des phéromones d'alarme

La glande anale

Les glandes anales des Dolichoderinae constituent une excellente source de monoterpènes comme l'iridomyrmécine ou le dolichodial (Fusco *et al.* 1955 ; Cavill et Hinterberger 1960). Elles contiennent aussi des cétones comme la méthyl-6 heptène-5 one-2 très répandue chez les *Tapinoma* (Blum 1973) ou encore l'heptanone-2 qui est la seule à ne pas avoir une origine terpénoïde (Blum *et al.* 1963). A propos de cette dernière cétone, Amoore *et al.* (1969) ont montré la grande sensibilité d'*Iridomyrmex pruinosus* qui est capable de déceler la bonne cétone au milieu de cétones voisines : octanone-2, heptanone-3, etc. Par contre la Fourmi réagit aussi vigoureusement quand on lui présente des composés non cétoniques présentant une forme moléculaire et une polarisation identiques à la cétone : c'est ainsi que l'acétate de *n*-butyle est confondu par l'ouvrière avec l'heptanone-2. Dans ce cas, c'est la théorie stéréochimique de la perception olfactive qui paraît expliquer le mieux les résultats expérimentaux (Baroni-Urbani 1973).

Les glandes mandibulaires

De nombreuses Ponerinae synthétisent les pyrazines et en particulier les alkylpyrazines (Blum 1973 ; Wheeler et Blum 1973 ; Duffied *et al.* 1976 ; Longhurst *et al.* 1978). Ces produits n'existent que rarement dans les autres sous-familles puisqu'ils ne sont connus que chez une seule espèce de Formicinae (Brown et Moore 1979) ainsi que chez la minuscule *Wasmannia auropunctata*, une Myrmicinae de Floride (Howard *et al.* 1982). Les glandes mandibulaires des Ponerinae contiennent aussi des composés très largement répandus comme la méthyl-4 heptanone-3 (Duffield et Blum 1973 a, b) connue des Dorylinae, des Myrmicinae, des Pseudomyrmecinae et des Formicinae.

Les Myrmicinae synthétisent une extraordinaire variété de cétones, les plus fréquentes étant l'octanone-3 et la nonanone-3 (Blum 1973 ; Parry et Morgan 1979). Mais on y trouve aussi des alcools comme l'hexanol-1 ou

l'octanol-3 (Bradshaw *et al.* 1975 ; Cammaerts-Tricot 1973 a, b ; Crewe *et al.* 1972) des aldéhydes comme l'hexanal-1 (Bradshaw *et al.* 1975), des composés terpénogènes tels que le citral ou le citronellol (Butenandt *et al.* 1959 ; Blum *et al.* 1968 b).

Les glandes mandibulaires des Formicinae constituent la plus importante source de composés terpénogènes chez les Insectes. Certains de ces composés (périllène, dendrolasine) sont même connus comme produits animaux uniquement chez les Fourmis (Bernardi *et al.* 1967 ; Quillico *et al.* 1957).

La glande de Dufour

Chez les sous-familles les plus primitives la sécrétion de la glande de Dufour contient uniquement des hydrocarbures dont certains sont des sesquiterpènes. Les hydrocarbures ont été identifiés dans les phéromones d'alarme des Myrmeciinae, des Ponerinae, des Dorylinae, des Myrmicinae et des Formicinae. Les Fourmis semblent d'ailleurs être la source animale la plus riche en ces composés puisqu'on connaît plus de 50 hydrocarbures, principalement des alcanes. Par exemple les ouvrières de *Myrmica rubra* (Myrmicinae) émettent un mélange d'hydrocarbures à chaîne linéaire (de C_{13} à C_{19}) et d'alcènes sesquiterpénoïdes (C_{15} à C_{17}) (Morgan *et al.* 1977).

Chez les Formicinae on retrouve aussi une extraordinaire diversité d'hydrocarbures à chaîne linéaire auxquels s'ajoutent des alcènes et des alcanes à chaîne ramifiée. Ainsi Löfqvist (1976) recense 39 composés chez *Formica rufa*, la plupart d'entre eux constituant une série homologue de *n*-alcanes. Le *n*-undécane est le plus souvent le composé majeur. Les Formicinae sont aussi riches en alcools, cétones, lactones et esters dérivant des hydrocarbures (Blum 1973).

La glande à poison

Le venin contenu dans la glande à poison des Fourmis pourvues d'un aiguillon a une double fonction : il joue un rôle dans la communication grâce aux phéromones qu'il contient et il joue un rôle dans la défense lorsqu'il est injecté à l'occasion de la piqure.

Chez les sous-familles primitives (Myrmeciinae) le venin contient surtout des composés protéiques. L'histamine est présente dans le venin de *Myrmecia gulosa* (Cavill *et al.* 1964) qui contient aussi des facteurs hémolytiques.

Chez la Myrmicinae *Myrmica ruginodis*, Jentsch (1969) a détecté de l'histamine, de l'hyaluronidase, plusieurs peptides et une protéine qualifiée

de « protéine convulsive ». *Pogonomyrmex badius* est riche en enzymes : phospholipase, hyaluronidase, phosphatase alcaline, etc. (Schmidt et Blum 1978). Le venin de *Solenopsis* est particulier puisqu'il contient des alcaloïdes et des substances azotées hydrohétérocycliques telle la dialkyl-2,6 pipéridine (MacConnel *et al.* 1971). Un autre composé azoté, l'indolizine, a été identifié dans le venin de *Monomorium pharaonis* (Ritter *et al.* 1973) qui est ainsi le premier animal à synthétiser ce produit.

Chez les Formicinae la glande à poison contient avant tout de l'acide formique qui joue alors à la fois le rôle de phéromone d'alarme, de phéromone de piste et de composé toxique. Projeté en même temps que le contenu de la glande de Dufour, l'acide formique compense largement le manque d'aiguillon venimeux grâce à sa causticité ; sa concentration atteint jusqu'à 60 % (Osman et Brander 1961). On trouve aussi des acides aminés libres et des peptides dans la sécrétion des *Formica* et des *Camponotus* (Hermann et Blum 1968).

Il apparaît ainsi, lorsque l'on dresse la liste impressionnante de tous les composés trouvés dans les diverses glandes exocrines des Fourmis, que ces Insectes constituent une formidable usine à produits naturels dont certains sont inédits. Dans cette fonction ils ne sont dépassés par aucun autre groupe.

e) Spécificité des phéromones d'alarme

De toutes les phéromones que l'on rencontre chez les Fourmis, les moins spécifiques sont les phéromones d'alarme (Maschwitz 1964 ; Blum 1969). Cela n'est pas surprenant puisque nous avons vu que de très nombreux composés se retrouvent chez plusieurs espèces appartenant à des genres, voire des sous-familles, différents. Il est probablement avantageux pour les ouvrières d'une espèce donnée de réagir à la phéromone d'alarme d'une autre espèce qu'elles peuvent alors détecter.

Ainsi les phéromones d'alarme de *Tapinoma nigerrimum*, la méthyl-6 heptène-5 one-2 et la méthyl-2 heptanone-4 sont actives chez des espèces appartenant à deux autres genres de Dolichoderinae : *Monacis* et *Liometopum* (Wilson et Pavan 1959). De même, les espèces des genres *Pogonomyrmex* et *Atta* réagissent mutuellement à leur phéromone d'alarme (Blum 1969).

L'undécane qui a été identifié par Regnier et Wilson (1968) comme une des substances d'alarme d'*Acanthomyops* a été trouvé chez un grand nombre d'autres Formicinae, *Camponotus*, *Formica*, *Lasius*, etc. Dumpert (1972) a pu montrer que les sensilles qui recouvrent l'antenne des ouvrières de *Lasius fuliginosus* savent réagir à douze substances d'alarme produites

par les Fourmis de trois sous-familles. Toutefois ces mêmes sensilles réagissent de façon privilégiée à l'undécane qui est la phéromone d'alarme de *Lasius fuliginosus*.

Maschwitz (1964) rapporte que les phéromones d'alarme sont réciproquement actives à l'intérieur d'une même sous-famille. C'est vrai pour *Myrmica* et *Messor* (Myrmicinae) ou *Formica*, *Lasius* et *Plagiolepis* (Formicinae).

Le même auteur a comparé les réponses aux substances d'alarme de quatre *Myrmica* : *M. ruginodis*, *M. rubra*, *M. sulcinodis* et *M. rubida*. Si les trois premières espèces réagissent indifféremment à n'importe laquelle des phéromones, la quatrième ne réagit qu'à sa propre phéromone. On voit donc que le problème est plus complexe qu'on aurait pu le penser. D'ailleurs Cammaerts *et al.* (1981, 1982) viennent de reprendre le problème en étudiant eux aussi six *Myrmica* : *rubra*, *ruginodis*, *scabrinodis*, *sabuleti*, *rugulosa* et *schencki* qui cohabitent dans les mêmes biotopes et sont donc amenées à se rencontrer lors de la quête de la nourriture. Ces rencontres entraînent le plus souvent l'émission de phéromones d'alarme sécrétées par les glandes mandibulaires. Leurs résultats montrent que l'on doit nuancer ceux obtenus par les auteurs antérieurs. En effet, bien que l'on rencontre les mêmes composés chez les six espèces, chaque espèce présente une réponse individualisée. L'analyse du contenu des glandes mandibulaires par chromatographie en phase gazeuse révèle la complexité du contenu puisque 16 à 18 composés sont présents dans la fraction la moins volatile. Les différences entre les six espèces sont essentiellement quantitatives.

Des tests éthologiques sont mis au point de la manière suivante : on dépose au milieu de l'aire de récolte la substance à tester et l'on relève les trajets de 20 ou 30 Fourmis, ce qui permet d'analyser trois facteurs : l'*orientation*, définie comme étant la moyenne des angles tracés entre chaque segment de 5 mm parcouru par l'ouvrière et la ligne fourmi-cible ; la *vitesse linéaire* qui traduit la rapidité du déplacement ; la *vitesse angulaire* qui rend compte de la sinuosité du parcours effectué. Les résultats sont rassemblés dans le tableau II. Les auteurs y font figurer les actions de deux composés contenus dans les glandes mandibulaires : l'octanone-3 et l'octanol-3. On remarquera d'abord que dans les six cas, seules quelques substances - sur un total de 18 - sont responsables de l'attraction. On notera ensuite que chaque espèce réalise l'alarme avec une substance ou un mélange de substances différent. L'effet est très net par exemple pour l'orientation : de *ruginodis* à *scabrinodis* le rôle joué par l'octanone-3 va en diminuant alors que celui joué par l'octanol-3 ne cesse de grandir. Ainsi bien que chaque espèce réponde à l'alarme des cinq autres, chacune à partir d'un arsenal de substances sensi-

TABLEAU II

Action sur trois comportements (orientation, vitesse linéaire, vitesse angulaire) des deux substances les plus importantes (octanone-3 et octanol-3) contenues dans les glandes mandibulaires de six espèces de *Myrmica*, Notation de 0 à 5 (d'après Cammaerts *et al.*, 1982)

Espèces de <i>Myrmica</i>	Orientation		Vitesse linéaire		Vitesse angulaire	
	octanone-3	octanol-3	octanone-3	octanol-3	octanone-3	octanol-3
<i>ruginodis</i>	5	0	3	2	0	0
<i>rubra</i>	3	1	3	0	3	0
<i>rugulosa</i>	3	1	3	3	2	2
<i>sabuleti</i>	3	3	4	4	0	0
<i>schencki</i>	1	4	3	3	1	1
<i>scabrinodis</i>	1	5	5	0	pas de test	pas de test

blement comparables, a su choisir des armes particulières. La confusion des signaux se trouve alors évitée.

Les différences peuvent aller encore plus loin puisqu'elles se manifestent au sein d'une même espèce. *Myrmecaria eumenoides* est une Fourmi prédatrice de l'Afrique de l'Ouest. Sa glande à poison contient - entre autres composés - des monoterpènes qui, selon leur concentration, déclenchent un simple comportement d'alerte ou un comportement de panique qui disperse les ouvrières. L'analyse par chromatographie gazeuse (Howse et Bradshaw 1980) montre que les deux composants majeurs, le limonène et le β -pinène, sont présents à des concentrations très différentes dans les colonies éloignées seulement de quelques centaines de mètres ; dans certaines, le limonène l'emporte, dans d'autres c'est le β -pinène. Il s'agit peut-être là pour les ouvrières d'une possibilité de reconnaissance de l'appartenance à sa propre colonie (Jaffe 1982).

Toujours au sein d'une même espèce les comportements peuvent être modifiés par les variations des taux des phéromones. C'est le cas de la Fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* chez laquelle les glandes mandibulaires jouent un rôle important dans le comportement d'alarme (Bradshaw *et al.* 1979 a, b, c). Le contenu de ces glandes mandibulaires prélevées sur des ouvrières originaires du Nigéria, du Ghana et du Bénin a été analysé par Howse et Bradshaw (1980). Les pourcentages respectifs des composés majeurs (aldéhydes, alcools, carbonyles) diffèrent fortement d'une région à l'autre. En particulier les quantités relatives des aldéhydes à six et huit carbones peuvent être inversées. Des différences existent même entre colonies

récoltées dans deux régions éloignées de seulement 70 km : dans l'une on trouve de grandes quantités du butyl-2 octénal-2, dans l'autre il n'y en a presque plus. Ces différences peuvent être reliées à des variations comportementales : dans les sociétés où prédominent, les aldéhydes à six carbones, un comportement de morsure peut être déclenché par l'adjonction du butyl-2 octénal-2 seul. Dans les sociétés où les aldéhydes à huit carbones dominent le même comportement ne peut être obtenu que si au carbonyle on associe une quantité égale d'hexanol-1 (Howse 1979).

Ainsi en jouant tantôt sur la nature de la phéromone, tantôt sur sa concentration, tantôt sur les combinaisons d'un cocktail de substances, le message parvient effectivement à l'individu à qui il est destiné.

f) Complexité du signal phéromonal d'alarme

Deux phénomènes compliquent le décodage du message d'alarme. Pour une même Fourmi, plusieurs glandes peuvent émettre simultanément ou successivement des substances d'alarme et la substance émise par chaque glande est multicomposée. Les exemples choisis vont permettre de mieux saisir la complexité du phénomène.

Acanthomyops claviger

Regnier et Wilson (1968) ont réalisé le premier travail complet sur l'alarme en étudiant le cas d'*Acanthomyops claviger*. Ils mettent au point le protocole expérimental qui sera repris ensuite par de nombreux auteurs qui consacrent leurs efforts à la connaissance de l'extraordinaire arsenal chimique mis en œuvre dans la réalisation de ce comportement. L'analyse commence par l'observation du comportement des ouvrières alarmées : elles ouvrent leurs mandibules et dressent leurs antennes, puis se ruent vers la source d'odeur, avant de l'attaquer en la piquant ou en la mordant. Il s'agit ensuite d'identifier les composés volatils et les glandes émettrices. Les extraits totaux des ouvrières sont séparés par chromatographie en phase gazeuse puis les composés sont identifiés par spectrométrie de masse. Les glandes exocrines suspectées sont disséquées et analysées à leur tour. Il ne reste plus alors qu'à essayer de reproduire le comportement d'alarme en présentant aux ouvrières des composés à l'état pur (Wilson 1970).

Deux glandes émettent des phéromones d'alarme chez *A. claviger* : l'une, localisée dans la tête (glande mandibulaire), l'autre dans l'abdomen (glande de Dufour) (fig. 93). La glande mandibulaire contient plusieurs composés terpénogènes comme le citronellal, le néral ou le géraniol alors que la

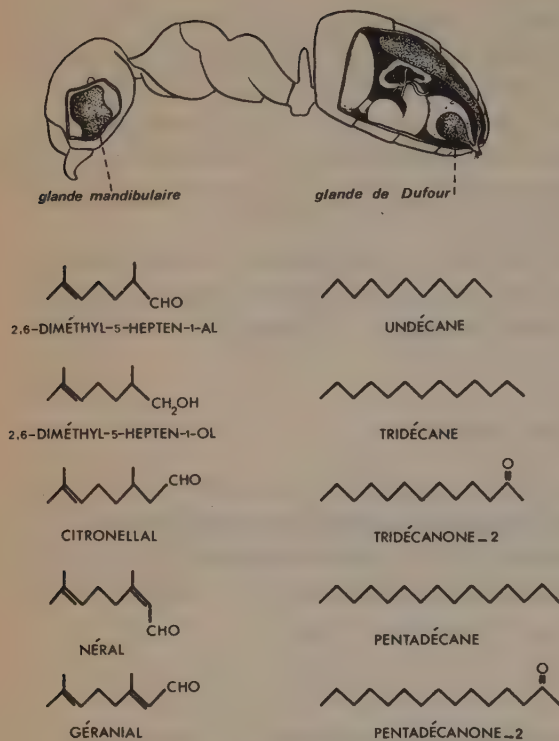


Fig. 93 : Phéromones de la glande de Dufour et de la glande mandibulaire chez *Acanthomyops claviger* (d'après Regnier et Wilson, 1968).

glande de Dufour recèle des alcanes (undécane, tridécane...) et des cétones. Dès cette date on sait donc que la sécrétion responsable de l'alarme peut être originaire de plusieurs glandes et qu'elle est un mélange complexe. Dans le cas présent le comportement d'alarme est déclenché dans un rayon de dix centimètres si la source est à une concentration de 10^9 à 10^{12} molécules par centimètre cube. Au total chaque Fourmi possède environ huit μg de sécrétions.

Crematogaster scutellaris

Crematogaster scutellaris est une Fourmi méridionale arboricole dont les files de récolte se distinguent très facilement le long du tronc des oliviers par exemple. Les observations suivantes réalisées dans le Midi de la France par Leuthold et Schlunegger (1973) révèlent deux types de comportement d'alarme.

Comportement d'excitation

Il concerne des groupements importants d'ouvrières situés soit à l'intérieur du nid, soit sur le site de la source de nourriture. L'irruption d'un ennemi potentiel déclenche une excitation frénétique. Les ouvrières se dispersent, relèvent leur abdomen en le ramenant au-dessus de la tête et émettent à l'extrémité de l'aiguillon qui est dévaginé des gouttelettes d'une sécrétion blanche très odorante. En même temps les Fourmis s'éloignent de la source d'excitation en propageant l'excitation. La sécrétion abdominale est bien responsable comme le montre l'expérimentation entreprise avec des extraits abdominaux et en particulier avec l'appareil venimeux.

Comportement d'attraction et d'attaque

Il concerne habituellement un petit nombre de Fourmis circulant sur les pistes alimentaires. Cette fois les ouvrières ne se dispersent pas mais au contraire sont attirées vers la source perturbante et l'attaquent. L'organe responsable de l'émission phéromonale est situé dans la tête puisqu'il s'agit des glandes mandibulaires. Des glandes mandibulaires disséquées et écrasées au-dessus de la piste déclenchent le même comportement. L'analyse de leur contenu (Schlunegger et Leuthold 1972) montre que les deux composés majeurs sont l'octanone-3 et l'octanol-3. Des expérimentations réalisées avec ces deux composés entraînent des réactions comportementales plus faibles et plus incomplètes que celles obtenues par des extraits totaux. Ceci démontre que le comportement d'attraction et d'attaque est dû à une action synergique non seulement des deux composés cités mais aussi à celle de composés mineurs non identifiés mais présents dans la sécrétion.

Les Oecophylles

Le comportement agressif des ouvrières *major* de la Fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* a été étudié très en détail tant du point de vue comportemental que du point de vue chimique (Bradshaw *et al.* 1975, 1979 a, b, c, 1981). Deux groupes de glandes sont impliquées : les glandes mandibulaires d'une part et les glandes de l'appareil venimeux d'autre part.

Les glandes mandibulaires des ouvrières *major*

Comportement agressif. Lorsque les ouvrières *major* attaquent un ennemi, on perçoit nettement une odeur de moisi produite par la région mandibulaire et, lors de la morsure, on peut apercevoir un liquide sur la face supérieure des mandibules. De plus, lorsqu'une proie est immobilisée par

plusieurs Fourmis, l'endroit des morsures est attractif pour les congénères. Tout ceci laisse prévoir un rôle important des glandes mandibulaires : lorsqu'on écrase la tête d'une ouvrière *major* ou ses glandes mandibulaires et que la préparation est placée sur une petite plate-forme au centre d'une arène, on note que le comportement des congénères peut être divisé en plusieurs phases (fig. 94) :

- toutes les Fourmis situées dans un rayon de 5-10 cm se placent en état d'alerte dans les 30 secondes qui suivent : elles augmentent leur vitesse de locomotion, exécutant de brèves courses très rapides avec de nombreux changements de direction, les mandibules largement ouvertes et les antennes dressées ;

- parvenues à 5 cm de la cible, les ouvrières sont alors directement attirées (*attraction*) par la source expérimentale ;

- parvenues à 1 cm elles sont au contraire repoussées (effet *répulsif*) ;

- l'effet répulsif disparaît après quelques minutes, les Fourmis s'approchent de la source et mordent la plate-forme.

Analyse chimique. Si la partie glandulaire est diffuse et s'étend sans limites précises entre le cerveau et les pièces buccales, le réservoir situé à la base de chaque mandibule est facile à prélever. L'analyse de son contenu par chromatographie en phase gazeuse révèle la présence de 33 substances chimiques dont deux constituent les éléments principaux numérotés 1 et 7 sur le chromatogramme. Il s'agit d'un alcool, l'hexanol-1 et de l'aldéhyde qui en dérive, l'hexanal. Les composés mineurs n'ont pas tous été identifiés. Les plus importants sont les substances 18 (undécanone-3), 23 (butyl-2 octénal-2) et 31 (alcool saturé de formule $C_{12}H_{24}O$).

Action biologique des divers composés. Des échantillons chimiquement purs des divers composés sont offerts à des groupes d'ouvrières. L'hexanal place les Fourmis en état d'alerte avec augmentation de la vitesse de déplacement. L'hexanol-1 attire les Fourmis vers la source dans un rayon de 10 cm, puis les éloigne lorsqu'elles parviennent à environ 5 cm du but. Si les deux composés sont offerts simultanément, les réactions s'enchaînent : alerte suivie de l'attraction puis de la répulsion. Ainsi les deux composés majeurs semblent responsables de l'alarme, de l'attraction et de la répulsion.

Les composés qui incitent à mordre sont contenus évidemment dans la fraction la moins volatile de la sécrétion, c'est-à-dire celle comprise entre les composés 17 à 33. Des essais fractionnés montrent que les meilleurs scores en ce qui concerne la morsure sont obtenus avec les composés n° 18 - 21 - 23 - 31/32. Des échantillons purs d'undécanone-3 (18) et du butyl-2 octénal-2 (23) déterminent des ouvrières *major* à mordre vigoureusement un leurre. La

cétone présente en outre un très léger effet attractif à environ deux cm de distance alors que l'aldéhyde n'est perçu que sur la cible.

Il est donc à présent possible de reconstituer artificiellement les effets complets du comportement d'alarme en utilisant les quatre composés principaux trouvés dans la sécrétion (*fig. 94*) : l'hexanal alerte les Fourmis, l'hexanol-1 les attire à faible concentration puis les repousse à forte concentration, l'undécanone-3 attire à courte distance et incite à mordre, aidée par le butyl-2 octénal-2.

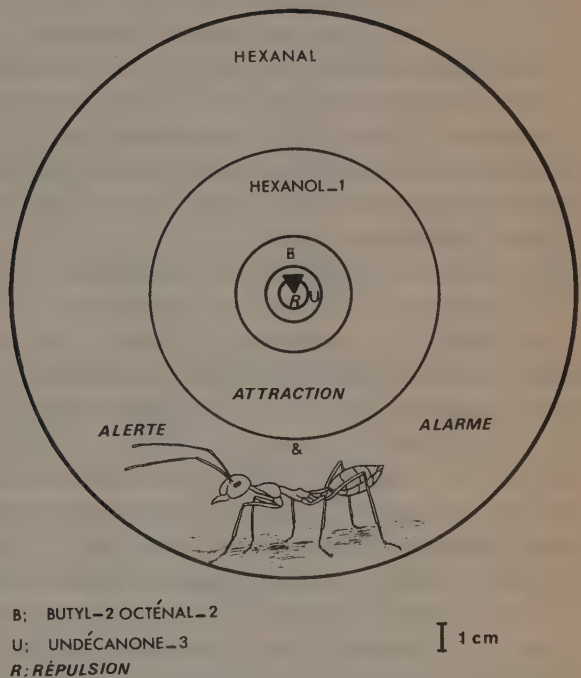


Fig. 94 : Comportement d'une ouvrière d'*Oecophylla longinoda* alarmée par une glande mandibulaire écrasée au centre du dispositif. Les diverses phéromones d'alarme sont plus ou moins volatiles et déclenchent des comportements différents (modifié d'après Bradshaw *et al.*, 1975 et Bradshaw *et al.*, 1979).

Les glandes mandibulaires des autres castes

Nous avons déjà vu dans le chapitre consacré au polyéthisme que castes et sous-castes prennent en charge des tâches spécifiques. Cette division du travail se retrouve dans la nature des sécrétions émises par les représentants des différentes castes : le terme de *polymorphisme biochimique* a été utilisé

pour la première fois par Law *et al.* (1965) pour décrire des sécrétions particulières aux sexes et aux diverses castes femelles de *Pheidole fallax* : les mâles n'émettent ni phéromone de piste ni phéromone d'alarme ; cette phéromone de piste est produite par la glande de Dufour des ouvrières *minor* alors que les soldats produisent une phéromone d'alarme dans leur glande à poison. D'autres exemples d'un polymorphisme biochimique lié au sexe ou à la caste sont relevés par Brand *et al.* (1973) chez *Camponotus nearticus*, par Regnier et Wilson (1968, 1969) chez *Acanthomyops claviger* et *Lasius alienus*, par Hölldobler (1971 b) chez *Xenomyrmex floridanus* et enfin par Crewe (1973) chez *Crematogaster peringueyi*.

Chez *Oecophylla longinoda* nous savons qu'il existe des ouvrières *minor* cantonnées à l'intérieur du nid ou aux abords immédiats et spécialisées dans les soins au couvain et des ouvrières *major* qui récoltent et défendent le nid et le territoire (Weber 1946). Bradshaw *et al.* (1979 b) ont analysé les sécrétions mandibulaires des *minor* comme ils l'avaient fait pour les *major*. Le chromatogramme obtenu montre des différences importantes dans les proportions relatives des composés 1, 6, 18, 23, et 31. Les composés prédominants sont des alcools primaires comme l'hexanol-1 (7), l'heptanol-1 (12), l'octanol-1 (17), le nonanol-1 (21), accompagnés de terpénogènes comme le nérol (28) et le géraniol (29). L'hexanal, le butyl-2 octénal-2 et l'undécane-3 sont absents ce qui supprime le comportement de morsure de l'éthogramme des ouvrières *minor*. Le composé le plus concentré chez les *minor*, le nérol, a été offert en échantillon pur aux deux catégories d'ouvrières. Il agit comme répulsif sur les *minor* et au contraire attire les *major* à faibles doses et les arrête à fortes doses donc près de la source émettrice. Tout ceci indique des mécanismes de communication d'alarme différents pour les ouvrières *minor* et les ouvrières *major* au sein d'une même espèce.

Le contenu des glandes mandibulaires des mâles offre un profil très différent. Cinq composés sont présents en abondance parmi lesquels les acides hexanoïque, diméthyl-2,4 hexanoïque, hexanoïque, diméthyl-2,4 heptanoïque. La nature caustique de ces produits fait supposer qu'ils jouent un rôle défensif ; effectivement des ouvrières prédatrices d'une autre espèce sont repoussées lorsqu'elles approchent de la tête des mâles d'*Oecophylla*. Par contre ces mêmes sécrétions sont sans action sur les ouvrières *minor* et *major* de la Fourmi tisserande.

Les sécrétions abdominales

Comportement agressif. Deux glandes abdominales liées à l'appareil venimeux sont utilisées dans le comportement d'alarme des *Oecophylla* : la

glande à poison et la glande de Dufour. Leur contenu est éjecté lorsque l'ouvrière excitée élève son abdomen à la verticale. Une épingle trempée dans un broyat de l'appareil venimeux et présentée à des ouvrières déclenche des comportements agressifs perceptibles dans un rayon de 10 cm : ouverture des mandibules, relèvement de l'abdomen à la verticale, approche de la source, attaque de l'épingle suivie de morsures répétées. Comparée à la sécrétion mandibulaire, la sécrétion abdominale déclenche une attaque beaucoup plus massive, la première évoquant plutôt une attaque locale. Dans le cas de la sécrétion abdominale, l'abdomen est relevé à la verticale ce qui ne se produit jamais pour la sécrétion mandibulaire et les morsures sont répétées sur un rythme beaucoup plus rapide mais durent moins longtemps.

Analyse chimique. Le réservoir de la glande à poison contient seulement de grandes quantités d'acide formique et un peu d'un dérivé de l'hexadécanol-1. Le contenu de la glande de Dufour est beaucoup plus complexe ; l'analyse d'un abdomen entier révèle 52 composés et celle de la glande de Dufour seule 22. On trouve la série complète des alcanes à chaîne linéaire de C_{10} à C_{23} , les mieux représentés étant le *n*-undécane, le *n*-tridécane, le *n*-pentadécane, le *n*-éicosane et le *n*-tricosane. Il y a également de nombreux alcènes et un diène.

Il n'y a pas de différences entre ouvrières *minor* et *major* si ce n'est que la *minor* possède environ dix fois moins d'hydrocarbures et vingt fois moins du dérivé de l'hexadécanol-1. Evidemment les mâles sont totalement dépourvus de phéromones abdominales de ce type puisque démunis d'appareil venimeux.

Action biologique des divers composés. Le *n*-undécane et l'acide formique qui sont les composés majeurs des deux glandes ont été présentés à l'état pur à des lots d'ouvrières. Présentée séparément chaque phéromone déclenche une partie du comportement agressif : l'undécane, l'ouverture des mandibules, le relèvement du gastre et l'attraction ; l'acide formique, l'attraction et l'attaque. Les deux produits agissent en synergie au moins en ce qui concerne l'attraction, puisque pris isolément ils attirent respectivement 28 et 20 Fourmis en 60 secondes contre 100 Fourmis en 30 secondes lorsqu'ils sont regroupés.

Le système défensif des Oecophylles

Le comportement d'alarme des Oecophylles est certainement le plus complexe de ceux étudiés à ce jour. Il constitue un excellent exemple de l'emploi conjugué de glandes céphaliques et abdominales, chacune renfermant un véritable bouquet de phéromones. On peut en tirer trois enseignements :

- les sécrétions céphaliques et abdominales déclenchent chacune une alarme graduée ;
- les sécrétions mandibulaires des ouvrières *major* contiennent au moins quatre phéromones dont l'émission combinée déclenche l'alarme et permet de localiser la source de la perturbation ;
- le polymorphisme biochimique, qui existe entre ouvrières *minor* et *major*, reflète des comportements différents face à l'alarme. Les *major* semblent mieux adaptées pour répondre à des agressions extérieures au nid alors que les *minor* protègent l'intérieur du nid.

Myrmica rubra

Les ouvrières de *Myrmica rubra* constituent un matériel de choix dans l'étude des phéromones d'alarme. Trois glandes sont impliquées dans l'émission de substances attractives pour les congénères : la glande à poison, la glande de Dufour, les glandes mandibulaires (Tricot *et al.*, 1972 ; Cammaerts-Tricot, 1973 a, b, 1974 a, b, c).

La glande à poison. Nous avons déjà vu que la sécrétion de cette glande joue un rôle très important dans le dépôt de la piste. Mais ce n'est pas là son seul rôle. Lorsqu'une Fourmi étrangère, un *Lasius flavus* par exemple, est introduit dans l'aire de récolte d'une société de *Myrmica*, elle est immédiatement agressée et piquée. L'agression est encore plus forte (mesurée par le nombre de piqûres) si un appareil à venin ou une glande à poison de *Myrmica* est déposé à côté du *Lasius*. Aucun autre organe de *Myrmica* ne déclenche ce surcroît d'agression. Il existe donc dans la sécrétion de la glande à poison des *Myrmica*, une phéromone qui stimule l'agressivité des ouvrières et qui les incite à piquer.

La glande de Dufour. Le contenu de la glande de Dufour s'avère fortement attractif ; les ouvrières se dirigent vers un morceau de papier qui a été en contact avec une glande de Dufour. Lors d'une rencontre avec une Fourmi étrangère, l'ouvrière *Myrmica* va émettre le contenu de la glande de Dufour en abaissant l'extrémité de son abdomen qui laissera sur le sol des traces courtes et espacées. L'émission de la sécrétion est marquée par la réalisation de trois comportements différents : (i) un déplacement orienté vers la source phéromonale (attraction) ; (ii) une augmentation de la vitesse linéaire de déplacement ; (iii) des variations dans la sinuosité du trajet.

L'analyse chromatographique de la sécrétion révèle des hydrocarbures saturés et insaturés de C₉ à C₁₉ peu volatils qui semblent inactifs (Morgan et Wadhams 1972). Par contre, des composés plus volatils, dont les principaux sont l'acétaldéhyde, l'éthanol, l'acétone et la butanone, trouvés par

Cammaerts-Tricot *et al.* (1976), sont efficaces sur le comportement. Des essais entrepris avec ces produits, purs ou mélangés, ont permis d'attribuer à chacun d'eux une action particulière :

a) Pouvoir attractif : les Fourmis ne s'orientent que vers une source d'acétaldéhyde ; ce composé est donc le seul vrai attractant de la sécrétion bien que l'éthanol puisse agir en synergie avec lui.

b) Vitesse linéaire : des solutions d'acétone pure ou un mélange des quatre composés augmentent la vitesse de déplacement.

c) Sinuosité du mouvement : elle est due à l'action de l'éthanol (!), aidé par un effet synergique de la butanone.

Les glandes mandibulaires. Dans les conditions expérimentales, les ouvrières de *Myrmica* ne piquent que rarement une ouvrière de la même espèce provenant d'un autre nid et pas du tout une ouvrière immobilisée de leur propre nid. Les *Myrmica* semblent donc posséder une certaine protection contre l'agressivité de leurs congénères. Or, l'expérimentation révèle que les ouvrières se montrent agressives à l'égard d'un abdomen isolé et jamais à l'égard d'une tête isolée. Il semble donc qu'il existe dans la tête une substance phéromonale qui puisse désarmer l'ouvrière agressive. Effectivement des glandes mandibulaires placées à côté d'un *Lasius* ennemi stoppent immédiatement les agressions. Crewe et Blum (1970) ont identifié quatre composés sécrétés par ces glandes : octanone-3, octanol-3, nonanone-3 et méthyl-6 octanone-3. Les deux derniers ne représentent jamais plus de 1 % de la sécrétion. Le rôle de ces phéromones dans l'inhibition de l'agressivité a été étudié par Tricot *et al.* (1972) : c'est l'octanone-3, composé le plus abondant, qui est aussi le plus actif sur le comportement agressif des ouvrières. Alors qu'au cours de l'expérience une ouvrière de *Lasius* reçoit 125 piqûres de *Myrmica*, le même *Lasius* protégé par 0,01 ml d'une solution de paraffine contenant l'octanone-3 à la concentration de 10^{-5} , ne reçoit plus que deux piqûres. Cette substance protège donc efficacement les Fourmis contre les attaques éventuelles de leurs propres congénères.

À côté de ce rôle singulier, l'octanone-3 possède un pouvoir attractif élevé. Quant à l'octanol-3, il a lui aussi un rôle important dans l'attraction des congénères. De plus, il induit le dépôt de la sécrétion attractive de la glande de Dufour sur l'aire de récolte.

L'ensemble des observations permet de supposer l'existence chez *Myrmica rubra* d'une communication chimique d'alarme qui met en jeu trois systèmes de glandes exocrines et pour chacune de ces glandes plusieurs phéromones. Lorsqu'une ouvrière perçoit une perturbation, une Fourmi ennemie par exemple, elle dépose au voisinage la sécrétion de la glande de Dufour ; les phéromones qu'elle contient accroissent la vitesse des congénères.

res (acétone) et les attirent (acétaldéhyde). Elle va ensuite mordre puis piquer l'ennemi ce qui libère le contenu de la glande à poison. La libération de cette dernière phéromone, en stimulant leur agressivité, amène les ouvrières recrutées à piquer à leur tour. En même temps, chaque ouvrière se protège des piqûres de ses congénères en émettant l'octanone-3 contenue dans les glandes mandibulaires. Si le danger persiste, la Fourmi remonte vers le nid et dépose le long du trajet la phéromone de piste issue de la glande à poison. Au voisinage du nid, elle écarte plusieurs fois les mandibules libérant les phéromones attractives des glandes mandibulaires qui ont un effet de recrutement. La Fourmi revient ensuite vers le lieu de la perturbation et dépose le long de la piste tracée lors du retour au nid la sécrétion attractive de la glande de Dufour (fig. 95).

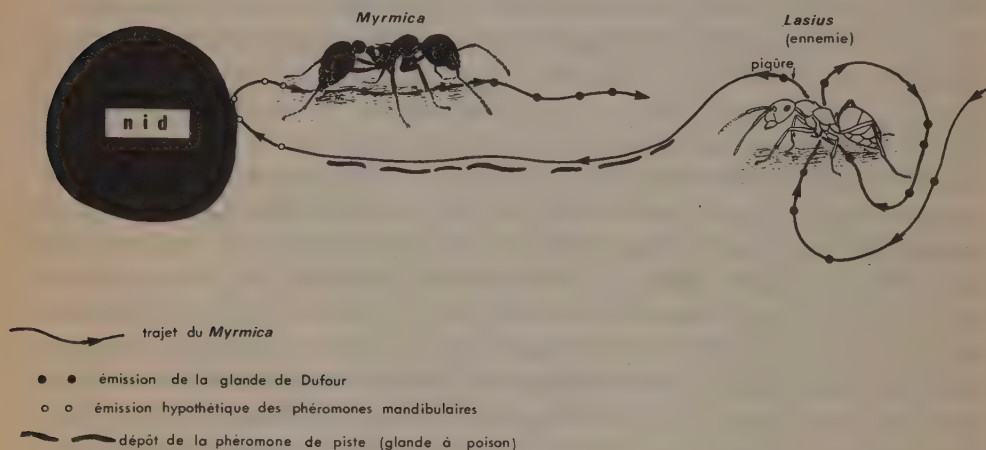


Fig. 95 : Organisation de la défense collective chez *Myrmica rubra*. La recruteuse tourne autour de la Fourmi ennemie en libérant la phéromone attractive de la glande de Dufour puis elle pique l'intrus. Le long de son trajet retour elle dépose la phéromone de piste (glande à poison). Après avoir recruté des congénères (à l'aide de phéromones mandibulaires ?) elle remonte sa piste en émettant la phéromone attractive de la glande de Dufour (modifié d'après Cammaerts-Tricot, 1974).

Bothroponera soror

L'exemple que les recherches de Longhurst *et al.* (1980) nous permettent de présenter est particulièrement intéressant car il concerne une espèce appartenant à une sous-famille primitive, celle des Ponerinae. *Bothroponera*

soror est un prédateur de termites fréquent dans les savanes du Nigéria. Lorsqu'une proie trop grosse pour un seul individu est rencontrée, deux types de recrutement peuvent se produire : dans le premier type, l'ouvrière revient vers le nid et recrute des congénères par tandem running dont nous avons déjà vu le principe. Dans le deuxième type, l'ouvrière utilise ses phéromones d'alarme sans quitter le terrain de chasse. Les Fourmis alertées ont un comportement déjà décrit : elles s'arrêtent et s'orientent vers la source du stimulus qui ne doit pas être éloignée de plus de 20 cm (alerte et orientation) ; puis elles se dirigent vers l'émetteur (attaction) et enfin piquent la proie de leur aiguillon (attaque). Ce comportement est reproduit en laboratoire lorsque l'on présente à des ouvrières la tête écrasée d'une ouvrière sœur ou ses glandes mandibulaires. Par contre des extraits d'abdomen ou de thorax sont inactifs.

L'analyse chromatographique de la sécrétion mandibulaire présente au moins 21 pics. On peut la diviser en six fractions qui sont présentées successivement aux Fourmis :

Fraction B : elle arrête les Fourmis qui présentent le comportement d'alerte en se tournant vers la source chimique. Cette fraction contient le pic n° 7 qui est identifié comme étant l'undécane-2.

Fraction D : elle attire les Fourmis dans un rayon de quelques millimètres. Elle contient le pic n° 13, un alcool, l'undécane-2.

Fraction F : elle amène 12 des 19 ouvrières testées à piquer le morceau de papier filtre qui lui sert de support. Cette fraction contient le pic n° 21 identifié comme le méthyl-6 méthylsalicylate.

Fractions A, C, E : elles sont sans action sur le comportement d'alarme. Ainsi les Fourmis primitives que sont les Ponerinae présentent un système de communication qui est déjà très sophistiqué. Une même sécrétion contient plusieurs composés, chacun d'eux étant responsable d'une étape particulière d'un comportement global : la cétone est responsable de la mise en alerte, l'alcool de l'attraction et le méthyl de la piqure.

g) Les sécrétions multifonctionnelles et l'alarme

Les exemples que l'on vient de citer, montrent que les sécrétions utilisées par les Fourmis dans leur comportement d'alarme et de défense agissent de diverses manières (Blum, 1974 ; Howse *et al.* 1977). Elles jouent le rôle de répulsif à l'égard des prédateurs, elles peuvent être toxiques et tuer, elles peuvent immobiliser les proies. Mais surtout elles sont utilisées comme des messages permettant d'alerter, d'attirer ou d'arrêter les congénères.

Ces rôles multiples sont rendus possibles parce que les phéromones d'alarme sont des bouquets d'odeur et que pour une même espèce plusieurs glandes peuvent être impliquées. La possibilité d'émettre des dizaines de composés, chacun avec des concentrations particulières, offre une souplesse dans l'expression du comportement d'alarme qui permet de faire face à une multitude de cas particuliers. Il est certain qu'en ce domaine on ne fait qu'entrevoir encore la richesse de ce système de communication.

IV. LA COMMUNICATION MULTI-CANAUX

Si nous tenons compte du fait que l'orientation qui a été traitée dans un autre chapitre est aussi une forme de communication, nous sommes amenés à constater que la régulation des activités sociales des Fourmis repose sur un système de communication complexe, qui prend en compte tous les types de signaux décelables : vibratoires, tactiles, visuels, chimiques ; la communication devient alors multi-canaux selon l'expression de Montagner (1980). Nous avons vu en effet, que ce soit pour l'orientation, pour le recrutement de partenaires ou encore pour l'alarme, que plusieurs formes de signaux sont utilisés simultanément ou successivement par une même espèce.

A cet égard, le contexte dans lequel se produit une stimulation est particulièrement important : des événements aussi divers que le type de végétation, la nature ou la taille de la proie, le nombre des agresseurs, l'âge des fourrageuses, etc., amènent les ouvrières à *choisir* telle ou telle stratégie d'exploitation du monde extérieur. Les exemples des *Myrmica*, des *Oecophylla* qui sont sans doute parmi les espèces les plus étudiées, nous ont montré combien les ouvrières s'adaptent avec une très grande souplesse aux diverses conditions extérieures, puisant avec facilité dans l'arsenal chimique ou tactile qui est à leur disposition. Nous sommes loin d'un schéma rigide enfermant les Fourmis dans le cadre d'un comportement basé sur le modèle « stimulus-réponse ».

Conclusion

Le péché mignon de maints naturalistes confrontés à l'organisation des sociétés supérieures d'Insectes a été d'établir des comparaisons entre les Insectes sociaux et l'Homme. Il s'agit là d'une activité plutôt théorique, dont les résultats n'ont jamais bouleversé les conduites du genre humain.

On peut par contre comparer avec profit les sociétés d'Invertébrés et les sociétés de Vertébrés. On a coutume de les opposer, en attribuant aux premières des conduites stéréotypées, l'innéité des comportements, l'absence de hiérarchie alors que les secondes se caractérisent par la variabilité individuelle, la pratique de processus d'acquisition et l'existence de rapports de dominance/soumission. La réalité doit être plus nuancée comme nous allons le voir.

I. CONDUITE STÉRÉOTYPÉE OU VARIABILITÉ

Buffon, au XVIII^e siècle, ne voyait dans les Insectes sociaux que des automates aux activités mécaniques et séparées. Il faut dire que l'auteur de l'*Histoire naturelle* était rarement inspiré par les Insectes, lui qui écrivait : « Car enfin une mouche ne doit pas tenir dans la tête d'un naturaliste plus de place qu'elle n'en tient dans la Nature ».

Pour Rabaud (1929), la fourmilière, comme la ruche, se compose d'un agrégat d'individus qui agissent chacun pour leur propre compte, sans concertation. Tirant argument des erreurs commises par les Fourmis et de l'agi-

tation incoordonnée qui apparaît aux yeux d'un observateur inattentif, il nie le polyéthisme et la division du travail.

Cette primauté de l'*instinct* aveugle a été largement développée par Fabre (1879-1903). Mais en même temps cet auteur faisait le plus grand cas de ce qu'il appelait le *discernement* qui permet à l'Insecte de rechercher, de choisir entre plusieurs solutions celle qui sera la mieux adaptée au but imposé par l'instinct.

Verlaine à peu près à la même époque (1931a, b) faisait assez bien la distinction à propos de l'abeille entre l'automatisme psychologique rigoureux qui préside à la construction des cellules royales et l'apprentissage individuel qui permet l'alimentation de la société.

Les biologistes contemporains sont rares qui, comme Ruffié (1976), n'envisagent que l'aspect automatique des Insectes sociaux : « Figées une fois pour toutes dans leur comportement, les abeilles ne disposent que d'une liberté négligeable ». Thomas (1980) est encore plus direct : « Méfiez-vous des Fourmis. Ces sales bêtes n'ont rien à nous apprendre ; ce ne sont que de petits instruments délirants, inhumains, incapables de se contrôler, qui ne savent pas se conduire, qui n'ont pas d'âme. Lorsqu'elles sont massées toutes ensemble, en contact les unes avec les autres, échangeant les bribes d'informations qu'elles serrent dans leurs mandibules comme autant d'agendas, elles deviennent un animal unique ».

Cette notion d'animal unique conduit tout naturellement à celle de *superorganisme* telle qu'elle a été proposée par Ferrière (1915) mais surtout par Emerson (1939) et Schneirla (1946). La ruche, comme la fourmilière, est considérée comme un seul animal dont les diverses fonctions sont accomplies par les individus exactement comme les cellules, les tissus ou les organes d'un organisme règlent son fonctionnement. Il existe d'ailleurs des organismes dont les cellules peuvent se dissocier, puis se rassembler à la manière des ouvrières d'une société de Fourmis : il est possible de faire passer individuellement les cellules d'une éponge à travers un tamis ; elles se regroupent aussitôt après.

Le superorganisme comprend des organes reproducteurs : les reines et les mâles, ce qui en fait un animal à hermaphrodisme saisonnier. La circulation de l'alimentation existe grâce à la trophallaxie. La comparaison peut être poursuivie lorsque l'on remarque l'analogie entre les activités de la colonie contrôlées par des signaux chimiques et celles d'un organisme contrôlées par le jeu des hormones. Les phéromones nous l'avons vu, agissent à la fois sur la physiologie et sur le comportement. Quant au système nerveux, il suffit d'imaginer, comme Chauvin (1963), l'interconnection des milliers de cerveaux individuels pour approcher le fonctionnement du cerveau des animaux

supérieurs. Pris individuellement, les éléments sont inefficaces comme les anneaux de ferrite des calculatrices électroniques. Câblés convenablement, quelques milliers de ces anneaux deviendront l'organe de mémoire de la machine.

Grassé (1954, 1959) pour sa part, est convaincu de l'automatisme des réactions de l'Insecte mais il souligne que la régulation des activités instinctives est une réalité et que la plasticité du comportement atteint son maximum chez les Insectes sociaux. Encore précise-t-il que les régulations de la conduite se réalisent le plus souvent par la seule intervention de réactions innées et automatiques. Des interactions de type très simple président par exemple aux travaux de construction dans la termitière. L'ingénieuse théorie de la *stigmergie* proposée par Grassé (1959) en rend compte : la mise en place des premières boulettes de terre lors de la construction d'un arceau est un acte individuel et incoordonné. Mais lorsque la construction atteint une certaine importance, elle constitue elle-même un nouveau stimulus qui attire les ouvriers et détermine le lieu de dépôt des prochaines boulettes. C'est la stimulation des ouvriers par les travaux mêmes qu'ils accomplissent qui déclenche des réponses précises et adaptées.

Chacun trouvera dans cet ouvrage des matériaux propres à conforter son opinion. Les actes automatiques entraînant les réponses absurdes aux yeux de l'expérimentateur abondent : nous avons vu comment les ouvrières de *Solenopsis invicta* s'emparent et soignent des leurres imprégnés de la phéromone royale ou encore comment les myrmécophiles s'introduisent dans la fourmilière en imitant le code chimique ou gestuel des ouvrières. La stéréotypie des conduites agressives des *Mesoponera* qui ajustent le nombre de coups d'aiguillon à la vitalité de la proie en est un autre exemple tout comme les postures adoptées par les ouvrières transportées chez les *Leptothorax* ou les *Formica*.

Mais il semble que de plus en plus le fléau de la balance penche vers la variabilité des comportements tels qu'ils sont décrits par les recherches contemporaines (Lenoir 1979 ; Le Masne 1979). L'existence de 52 composés phéromonaux abdominaux, auxquels s'ajoutent 33 substances mandibulaires chez la Fourmi tisserande constitue sans doute la meilleure référence. Cette richesse chimique qui implique des centaines de combinaisons différentes permet sûrement de faire face à une multitude d'événements dont quelques-uns seulement sont connus : déjà il existe cinq types de recrutements concernant l'exploitation de la nourriture et les relations avec l'environnement. Un autre exemple de variabilité des conduites est offert par le recrutement des *Myrmica* ; les ouvrières pourvoyeuses choisissent une stratégie qui dépend de l'aliment proposé : eau pure, eau sucrée, petite ou grosse

proie, etc. Il en est de même chez les *Solenopsis* où une seule ouvrière régule son émission de phéromone de piste en fonction de l'importance de la source alimentaire ou de l'état de satiété de la colonie.

Les comportements d'orientation fournissent d'autres exemples illustrant la souplesse des conduites : de nombreuses espèces savent s'adapter aux contraintes du milieu et passent sans difficulté d'un repérage visuel à un repérage chimique. Le plus habile est, nous l'avons vu, *Pogonomyrmex badius* qui sait utiliser les repères astronomiques, terrestres et chimiques.

La variabilité des comportements a même été prouvée à l'échelon individuel, montrant par là que chaque Fourmi a un passé personnel : certaines ouvrières de *Mesoponera cafferia* se spécialisent dans la récolte des aliments sucrés, d'autres dans la prédation, sans que l'on puisse faire intervenir autre chose que des choix individuels. Il en est de même pour les *Pogonomyrmex* qui choisissent individuellement tel ou tel type de graine. L'idiosyncrasie se rencontre aussi lorsqu'on mesure l'aptitude à transporter des congénères (*Myrmica*, *Tapinoma*) ou des charges (*Lasius*). Il apparaît ainsi que dans la fourmilière aucun individu n'est tout à fait interchangeable en dépit des énormes possibilités régulatrices.

II. APPRENTISSAGE ET INNEITÉ DES COMPORTEMENTS

Autre possibilité longtemps réservée aux Vertébrés, l'apprentissage présente une importance considérable chez les Fourmis. On peut parfaitement entraîner des ouvrières de *Formica* à traverser un labyrinthe pour accéder à la nourriture (Schneirla 1929, 1934 a, b, 1941, 1943 ; Weiss et Schneirla 1967).

Les Fourmis apprennent le labyrinthe en faisant usage - comme dans les tests d'orientation - de données topographiques et chimiques. L'apprentissage passe par deux phases :

- dans la première phase, la Fourmi « s'habitue » à parcourir le labyrinthe dans son ensemble et elle élimine progressivement les erreurs ; elle hésite à l'entrée des culs-de-sac ;
- dans la deuxième phase, la Fourmi fait le choix correct sans entrer dans les culs-de-sac.

Hoagland (1931) apprend à *Camponotus pennsylvanicus* à éviter l'odeur de la menthe. On peut amener des ouvrières de *Formica rufa* à discriminer diverses odeurs (Vowles 1964), ce qui leur permet de retrouver leur chemin dans un labyrinthe.

Le labyrinthe utilisé par Prado (1978) lors de l'étude de l'orientation de la Fourmi champignoniste *Atta sexdens rubropilosa*, est amélioré car il autorise l'entrée de plusieurs Fourmis en même temps. Là encore, le comportement d'orientation est un comportement appris qui intègre la connaissance de repères chimiques (la piste) et de repères locaux. La rapidité de l'apprentissage varie en fonction de la quantité d'informations disponibles.

Dans des conditions naturelles, nous avons déjà cité le phénomène de la mémorisation des pistes chez *Formica lugubris* ou *Lasius fuliginosus* ou encore l'utilisation des repères astronomiques avec la mémorisation du mouvement apparent du soleil (*Formica rufa*). Toutes ces conduites supposent un développement du comportement depuis la naissance, une *éthogénèse* (Jaisson 1975 a, b). C'est d'ailleurs à ce dernier auteur que nous emprunterons les matériaux qui démontrent les processus d'acquisition des comportements chez les Fourmis (Jaisson 1975 a, b).

Dans les nids de *Formica polyctena* comme dans ceux des autres Formicinae, la jeune ouvrière se trouve en contact avec le couvain dès sa sortie du cocon. Jaisson soustrait de telles Fourmis à leur environnement naturel dès leur naissance et les place dans trois situations expérimentales : dans un premier groupe, elles côtoient des cocons de Formicinae étrangères appartenant au même genre ou à des genres différents : *Formica sanguinea*, *F. pratensis*, *Camponotus vagus* et *Lasius niger* ; dans un deuxième groupe, on les laisse en contact avec des cocons homospécifiques et dans le troisième groupe, elles sont privées de tout contact. Après une période de familiarisation de quinze jours, les ouvrières des trois groupes sont soumises à une épreuve de choix : on leur offre en situation de concurrence des cocons de leur propre espèce (homospécifiques) et des cocons d'espèces étrangères (hétérospécifiques). Dans ces conditions, les Fourmis du premier groupe choisissent les cocons étrangers, celles du deuxième groupe les cocons homospécifiques et celles du troisième groupe choisissent dans un ordre aléatoire. Autrement dit, les jeunes ouvrières choisissent de soigner et d'élever les cocons de l'espèce avec laquelle elles ont été familiarisées à leur naissance, même s'il s'agit de cocons d'une espèce étrangère. Cette mémorisation est très résistante puisqu'au bout de six mois les ouvrières manifestent la même préférence que la première fois, c'est-à-dire celle qui est conforme à la nature de l'environnement précoce.

Cette expérience n'est pas sans rappeler le phénomène de l'*imprégnation* décrit par Lorenz (1935) chez les Oiseaux : on sait que le jeune oison, à sa sortie de l'œuf, se « fixe » sur le premier objet en mouvement qui s'inscrit dans son champ visuel. Comme chez les Oiseaux d'ailleurs, la fixation n'est possible que pendant une courte période sensible. Chez *Formica rufa* (Le Moli,

1978), si les jeunes ouvrières sont isolées pendant les 23 premiers jours de leur vie adulte, elles sont incapables de s'emparer de cocons pour les soigner.

Quelle est la cause de cette familiarisation précoce ? Il semble qu'elle soit de nature chimique et qu'une phéromone émise par la nymphe et traversant le cocon soit responsable de la stimulation ; en effet des cocons traités par des solvants organiques ne sont pas soignés, alors que des leurres imprégnés d'extraits de nymphes le sont (Jaisson, 1973). Des recherches semblables conduites par Le Moli et Passeti (1978) chez *Formica rufa* aboutissent à des résultats analogues et impliquent la fraction lipidique des extraits.

Il est manifeste que ce conditionnement olfactif, se rencontre dans la nature chez les espèces esclavagistes. On se souvient (chapitre 4) que les esclavagistes pillent les cocons des esclaves et les ramènent à leur propre nid. Leur éclosion parmi le couvain de l'espèce hôte, explique pourquoi l'ouvrière esclave familiarisée précocement avec l'odeur de son hôte accepte si facilement de le soigner.

L'étude des processus d'acquisition dans le développement des comportements ne fait sûrement que commencer chez les Fourmis et réserve sans doute des découvertes intéressantes.

III. LA HIÉRARCHISATION

On sait que le fondement de la structure sociale des sociétés de Vertébrés repose sur l'existence d'une hiérarchie. Cette hiérarchie est marquée par des phénomènes de dominance de certains individus par rapport à d'autres qui leur sont subordonnés. Elle se manifeste dans des situations de concurrence, par exemple l'accès à la nourriture, par des manifestations agonistiques ritualisées qui permettent de faire le plus souvent l'économie d'un combat. La hiérarchie se met en place dans les premières minutes qui suivent la première rencontre entre deux animaux et elle est rarement remise en cause. Chez les génisses étudiées par Bouissou *et al.* (1973) il n'y a par exemple que 3 % d'inversion hiérarchique sur un an. L'existence d'une hiérarchie a pour principal effet de limiter les agressions au sein d'une société ou d'en atténuer les conséquences.

Chez les Insectes sociaux, Huber (1802) est le premier à avoir remarqué la structure hiérarchique des sociétés de bourdons, mais c'est chez les guêpes du genre *Vespa* que les données sont les plus abondantes (Montagner 1966) : lors des échanges trophallactiques, la guêpe dominante prend une posture

érigée alors que la dominée se couche sur le côté. Les dominantes restent de préférence au nid où elles obtiennent beaucoup de nourriture et soignent les larves. Les dominées, qui réussissent mal dans leurs sollicitations alimentaires, ont tendance à sortir du nid et à se consacrer à des tâches d'approvisionnement.

Chez les Fourmis, la notion de hiérarchie est quasiment absente puisqu'un seul cas est connu (Cole 1981) : *Leptothorax allardycei* est une Myrmicinae néotropicale ; elle manifeste un comportement hiérarchique de type linéaire. Lorsqu'une ouvrière de rang élevé rencontre un individu dominé, elle adopte une conduite agonistique ; après avoir touché la dominée de ses antennes, elle se jette sur elle et lui martèle le gastre, le thorax ou la tête avec ses mandibules. Puis la dominante grimpe sur la dominée qui s'aplatit et s'immobilise, les antennes repliées vers l'arrière de la tête. La séquence prend fin avec le départ de la dominante. Exactement comme chez les Mammifères, Cole décrit des conduites d'évitement chez les dominées, des combats ritualisés et sans usage de l'aiguillon lorsque les ouvrières nouvellement nées prennent leur place dans la chaîne hiérarchique. De plus, à l'image de ce que l'on connaît chez les Vertébrés, la hiérarchie se révèle très stable.

Les dominantes tirent un avantage certain de leur position : elles reçoivent beaucoup plus de nourriture par régurgitation que les dominées. D'autre part elles pondent des œufs à parthénogenèse arrhénotoque alors que les dominées présentent des ovaires réduits si bien qu'il semble exister deux types de femelles reproductrices chez ces Fourmis : des reines pondeuses d'œufs à évolution ouvrière et des ouvrières dominantes pondeuses d'œufs à évolution mâle.

Les phénomènes de hiérarchisation sont donc exceptionnels chez les Fourmis et constituent la caractéristique des sociétés de Vertébrés puisque nous avons vu que la variabilité des comportements et l'apprentissage apparaissent de plus en plus fréquemment dans les études éthologiques contemporaines consacrées aux Fourmis. Si la hiérarchisation est la marque des sociétés de Vertébrés, on peut dire que le polymorphisme est celle des sociétés de Fourmis. L'existence de castes morphologiques, avec leurs fonctions physiologiques précises, sont l'apanage des Insectes sociaux. Très directement lié au polymorphisme, le polyéthisme, qu'il soit dépendant de la caste ou de l'âge, est lui aussi une caractéristique fondamentale des sociétés d'Insectes. Cette division du travail, tempérée par l'extraordinaire souplesse des régulations sociales qui permettent à la colonie de différencier - à la demande - tel ou tel type de fonction, est sans doute la clef du succès évolutif des Fourmis qui leur permet de prospérer dans toutes les régions du globe. Encore faut-il,

pour que la division du travail soit efficace, que l'information circule entre les divers membres de la société ; ce sera le rôle de la communication chimique qui règle toutes les relations reine-ouvrières, ouvrières-couvain, ouvrières-ouvrières. La connaissance des phéromones des Fourmis en est encore à ses premiers balbutiements. Ces substances chimiques, dont on commence seulement à analyser le rôle au sein des bouquets d'odeurs, ne sont chez aucun autre groupe animal aussi riches et aussi variées. Là encore la différence avec les Vertébrés est frappante : aux Insectes sociaux le monde des odeurs, aux Vertébrés sociaux celui des sons et des images. Or ces deux groupes apparaissent comme les plus évolués dans les arbres généalogiques tel celui de Cuénot. Ils occupent les deux extrémités des branches de l'Y, marquant ainsi leur triomphe évolutif ; d'un côté les Vertébrés sociaux - Oiseaux et Mammifères - connaissent le succès grâce à leur structure hiérarchique qui s'appuie sur l'utilisation de la vue et de l'ouïe, de l'autre les Insectes sociaux - surtout les Fourmis - favorisés par le polymorphisme et leur aptitude à utiliser la chimie des odeurs, ne connaissent aucune frontière écologique sur terre.

ouvrages conseillés

- BARBIER (M.), 1983, *Les phéromones ; aspects biochimiques et biologiques*, Paris, Masson, 144 p.
- BIRCH (M.C.), (sous la direction de), 1974, *Pheromones*, Amsterdam, North-Holland Publishing Compagny, 495p.
- BRIAN (M.V.), 1965, *Social Insect Populations*, London, Academic Press, 135 p.
- BRIAN (M.V.), (sous la direction de), 1978, *Production Ecology of Ants and Termites*, London, Cambridge University Press, 409 p.
- CHAUVIN (R.), (sous la direction de), 1978, *Traité de biologie de l'Abeille*, Paris, Masson, tome I, *Biologie et physiologie générales*, 547 p ; tome II, *Système nerveux, comportement et régulations sociales*, 566 p.
- CHAUVIN (R.), 1982, *Les sociétés animales*, Paris, P.U.F., 290 p.
- DUMPERT (K.), 1978, *Das Sozialleben der Ameisen*, Berlin, Verlag Paul Parey, 253 p., traduction anglaise par JOHNSON (C.), *The Social Biology of Ants*, London, Pitman, 1981, 298p.
- FREE (J.B.), 1973, *The Social Organization of Honeybees*, London, Edward Arnold, 67 p., traduction et adaptation par DUMORTIER (B.), *L'organisation sociale des Abeilles*, Paris, Vuibert, 1979, 96 p.
- GRASSÉ (P.P.), 1982, *Termitologia*, Paris, Masson, tome I, *Anatomie, physiologie, reproduction des Termites*, 676 p. ; 1984, tome II, *Fondation des sociétés, construction*, 624 p.
- HERMANN (H.R.), (sous la direction de), 1979-1982, *Social Insects*, New York, Academic Press, volume I, 456 p. ; volume II, 454 p. ; volume III, 480 p. ; volume IV, 416 p.
- LÜSCHER (M.), (sous la direction de), 1976, *Phase and Caste Determination in Insects. Endocrine Aspects*, Oxford, Pergamon Press, 130 p.
- SCHMIDT (G.H.), (sous la direction de), 1974, *Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung in Tierreich*, Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, 974 p.
- SEBEOK (T.A.), (sous la direction de), 1977, *How Animals Communicate*, Indiana University Press, 890 p.
- SHOREY (H.H.), (sous la direction de), 1976, *Animal Communication by Pheromones*, New York, Academic Press, 167 p.
- SUDD (J.H.), 1967, *An Introduction to the Behaviour of Ants*, London, Edward Arnold, 200 p.
- WILSON (E.O.), 1971, *The Insect Societies*, The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts, 548 p.
- Insectes Sociaux*, périodique trimestriel, Paris, Masson, fondé en 1952 par P.P. GRASSÉ et K. GÖSSWALD, est consacré à l'étude de tous les aspects de la biologie des Arthropodes sociaux.

Bibliographie

- ABE (T.) (1971), *Jap. J. Ecol.*, 20, 219-230.
- ABE (T.) (1973), *Bull. Sci. et Eng. Division, Univ. of the Ryukyus. Math. et nat. Sci.*, 16, 232-245.
- ABRAHAM (M.) (1979), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Lausanne, 17-19.
- ABRAHAM (M.) et PASTEELS (J.M.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 127-147.
- AGBOGBA (C.) (1982), *Contribution à l'étude de la prédation et de l'approvisionnement de la société chez des Fourmis carnivores. Analyse comparative chez des espèces d'Afrique tropicale et du Midi de la France*. Thèse 3^e Cycle, Université de Marseille, 132 p.
- AKRE (R.D.) et RETTENMEYER (C.W.) (1968), *J. Kans. ent. Soc.*, 41, 165-174.
- ALLOWAY (T.M.) (1979), *Anim. Behav.*, 27, 202-210.
- ALLOWAY (T.M.) (1980), *Am. Nat.*, 115, 247-261.
- ALLOWAY (T.M.) (1982), In BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.), éd., *The Biology of Social Insects*, 261-265, Westview Press, Boulder.
- AMOORE (J.), PALMIERI (G.), WANKE (E.) et BLUM (M.S.) (1969), *Science, N. Y.*, 165, 1266-1269.
- ANDRÉ (E.) (1885), *Les Fourmis*, Paris, 345 p.
- ATAYA (H.) (1980), *Le comportement nécrophorique et la division du travail chez la fourmi Lasius niger (L.)*. Thèse 3^e Cycle, Université de Tours, 196 p.
- AUTUORI (M.) (1940), *Archos Inst. biol., S. Paulo*, 13, 67-86.
- AUTUORI (M.) (1942), *Archos Inst. biol. S. Paulo*, 13, 137-148.
- AUTUORI (M.) (1956), In : *Colloque : L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Paris, 77-104.
- AYRE (G.L.) (1958), *Insectes soc.*, 5, 147-157.
- AYRE (G.L.) et BLUM (M.S.) (1971), *Physiol. Zoöl.*, 44, 77-83.
- BANKS (W.A.), LOFGREN (C.S.) et PLUMLEY (J.K.) (1978), *J. Econ. Ent.*, 71, 75-78.
- BARLIN (M.R.), BLUM (M.S.) et BRAND (J.M.) (1976 a), *J. Insect Physiol.*, 22, 839-844.
- BARLIN (M.R.), BLUM (M.S.) et BRAND (J.M.) (1976 b), *J. Ga. ent. Soc.*, 11, 162-164.
- BARONI-URBANI (C.) (1969), *Proc. 6th Int. Congr. IUSSI*, Bern, 11-17.
- BARONI-URBANI (C.) (1973), *Image Roche*, 56, 2-6.
- BARONI-URBANI (C.) et KANNOVSKY (P.B.) (1974), *Environm. Entomol.*, 3, 755-760.
- BARRER (P.M.) et CHERRETT (J.M.) (1972), *J. Ent. (A)*, 47, 15-27.
- BAZIRE-BÉNAZET (M.) (1957), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 244, 1277-1280.
- BAZIRE-BÉNAZET (M.) (1970), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D. 270, 1614-1615.
- BECK (H.) (1961), *Insectes soc.*, 8, 1-11.
- BELT (T.) (1874), *The Naturalist in Nicaragua*, John Murray, London.
- BENOIS (A.) (1969), *Etude morphologique, biologique et éthologique de Camponotus vagus, Scop. (pubescens Fab.) (Hym. Formicoidea, Formicidae)*. Thèse 3^e Cycle, Université de Toulouse, 280 p.
- BERALDO (M.J.) et MENDES (E.G.) (1981), *Comp. Biochem. Physiol.*, 68, 241-247.
- BERGSTRÖM (G.) et LÖFQVIST (J.) (1970), *J. Insect Physiol.*, 16, 2353-2375.

- BERGSTRÖM (G.) et LÖFQVIST (J.) (1972), *Ent. scand.*, 3, 225-238.
- BERGSTRÖM (G.) et LÖFQVIST (J.) (1973), *J. Insect Physiol.*, 19, 877-907.
- BERNARD (F.) (1955), *Insectes soc.*, 2, 273-283.
- BERNARD (F.) (1972), *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 63, 3-13.
- BERNARD (F.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 151-168.
- BERNARDI (R.), CARDANI (C.), GHIRINGHELLI (D.), SELVA (A.), BAGGINI (A.) et PAVAN (M.) (1967), *Tetra. Let.*, 40, 3893-3896.
- BERNDT (K.P.) (1977), *Wiadomosci Parazytologiczne*, 23, 163-166.
- BERNDT (K.P.) et NITSCHMANN (J.) (1979), *Insectes soc.*, 26, 137-145.
- BESUCHET (C.) (1977), *Musées de Genève*, 172, 2-11.
- BETHE (A.) (1898), *Arch. gesamt. Physiol.*, 70, 15-100.
- BETHE (A.) (1932), *Naturwissenschaften*, 20, 177-181.
- BHATKAR (A.P.) (1979), *Experientia*, 35, 1172-1173.
- BHATKAR (A.P.) et KLOFT (W.J.) (1977), *Insectes soc.*, 24, 270.
- BHATTACHARYA (G.C.) (1943), *Bose-Research Institute*, Calcutta.
- BIER (K.) (1953), *Zool. Anz.*, 150, 283-288.
- BIER (K.) (1954 a), *Biol. Zbl.*, 73, 170-190.
- BIER (K.) (1954 b), *Insectes soc.*, 1, 7-19.
- BIER (K.) (1956), *Insectes soc.*, 3, 177-184.
- BIER (K.) (1962), *Naturwissenschaften*, 49, 332-333.
- BIGLEY (W.S.) et VINSON (S.B.) (1975), *Ann. ent. Soc. Am.*, 68, 301-304.
- BILLEN (J.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 25-28.
- BILLEN (J.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 86-95.
- BLUM (M.S.) (1966), *Proc. R. Soc. (A)*, 41, 155-160.
- BLUM (M.S.) (1969), *A. Rev. Ent.*, 14, 57-80.
- BLUM (M.S.) (1970), In : BEROZA (ed.), *Chemicals Controlling Insect Behavior*, 61-94, Acad. Press, New York.
- BLUM (M.S.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 23-40.
- BLUM (M.S.) (1974), In : BIRCH (M.C.) (ed.), *Pheromones*, 222-249, Publishing Company, Amsterdam.
- BLUM (M.S.) (1980), In : GILLES (R.) (ed.), *Animals and Environmental Fitness*, 207-222, Pergamon Press, Oxford.
- BLUM (M.S.), CREWE (R.M.), PASTEELS (J.M.) (1971), *Ann. ent. Soc. Am.*, 64, 975-976.
- BLUM (M.S.), CREWE (R.M.), SUDD (J.H.) et GARRISON (A.W.) (1969), *J. Ga. ent. Soc.*, 4, 145-148.
- BLUM (M.S.) et HERMANN (H.R.) (1978), In : *Arthropods Venoms, Handbuch der Experimentellen Pharmakologie*, 48, 871-894, Springer, Berlin.
- BLUM (M.S.), JONES (T.H.), HÖLLDOBLER (B.), FALES (M.) et JAOUNI (T.) (1980), *Naturwissenschaften*, 67, 144-145.
- BLUM (M.S.), MOSER (J.C.) et CORDERA (E.D.) (1964), *Psyche, Camb.*, 71, 1-7.
- BLUM (M.S.), PADOVANI (F.) et AMANTE (E.) (1968 a), *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, 291-199.
- BLUM (M.S.), PADOVANI (F.), HERMANN (H.R.) et KANNOVSKI (P.B.) (1968 b), *Ann. ent. Soc. Am.*, 61, 1354-1359.
- BLUM (M.S.) et PORTOCARRERO (C.A.) (1964), *Ann. ent. Soc. Am.*, 57, 793-794.
- BLUM (M.S.) et ROSS (G.N.) (1965), *J. Insect Physiol.*, 11, 857-868.
- BLUM (M.S.), WARTER (S.L.), MONROE (R.S.) et CHIDESTER (J.C.) (1963), *J. Insect Physiol.*, 9, 881-885.

- BLUM (M.S.), WARTER (S.L.) et TRAYNHAM (J.G.) (1966), *J. Insect Physiol.*, 12, 419-427.
- BLUM (M.S.) et WILSON (E.O.) (1964), *Psyche. Camb.*, 71, 28-31.
- BONAVITA (A.) et LE MASNE (1970), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 270, 1511-1514.
- BONAVITA (A.) et POVEDA (A.) (1970), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 270, 515-518.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) (1980), *Biol. Ecol. méditer.*, 7, 199-200.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 29-33.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) et GAVIOLI (M.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 321-340.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.), LE MASNE (G.) et RAGE (P.) (1977), *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 289.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.), LE MASNE (G.) et RAGE (P.) (1979), *Insectes soc.*, 26, 5-12.
- BONAVITA-COUGOURDAN (A.) et PASSERA (L.) (1978), *Insectes Soc.*, 25, 275-287.
- BONDAR (G.) (1927), *Correio agric.*, 5, 99-104.
- BONNET (C.) (1779), *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie*. Neuchâtel.
- BONPART (H.) (1964), *Recherches préliminaires sur la Biologie de Pheidole pallidula (Hym. Formicoidea, Myrmicidae)*. Thèse 3^e Cycle, Université de Toulouse, 155 p.
- BOUISSOU (M.F.), LE MASNE (G.) et SIGNORET (J.P.) (1973), *Encycl. Universalis*, 15, 471-475.
- BOYD (N.D.) et MARTIN (N.M.) (1975), *Insect Biochem.*, 5, 619-635.
- BRADSHAW (J.W.) (1981), *Anim. Behav.*, 29, 581-585.
- BRADSHAW (J.W.), BAKER (R.) et HOWSE (P.E.) (1975), *Nature, Lond.*, 258, 230-231.
- BRADSHAW (J.W.), BAKER (R.) et HOWSE (P.E.) (1979 a), *Physiol. Ent.*, 4, 15-25.
- BRADSHAW (J.W.), BAKER (R.) et HOWSE (P.E.) (1979 c), *Physiol. Ent.*, 4, 39-46.
- BRADSHAW (J.W.), BAKER (R.), HOWSE (P.E.) et HIGGS (M.D.) (1979 b), *Physiol. Ent.*, 4, 27-38.
- BRAND (J.M.), DUFFIELD (R.M.), MacCONNEL (J.G.), BLUM (M.S.) et FALES (H.M.) (1973), *Science, N. Y.*, 179, 388-389.
- BRANDÃO (C.R.) (1978), *Psyche, Camb.*, 85, 229-237.
- BRENT (C.) (1886), *Am. Nat.*, 20, 123-131.
- BRIAN (M.V.) (1953), *Physiologia comp. Oecol.*, 3, 25-36.
- BRIAN (M.V.) (1954), *Insectes soc.*, 1, 101-122.
- BRIAN (M.V.) (1955), *Insectes soc.*, 2, 1-34, 85-114.
- BRIAN (M.V.) (1956 a), *Insectes soc.*, 3, 169-394.
- BRIAN (M.V.) (1956 b), *Proc. 10th. Int. Congr. Ent.*, 2, 497.
- BRIAN (M.V.) (1957 a), *A. Rev. Ent.*, 2, 107-120.
- BRIAN (M.V.) (1957 b), *Insectes soc.*, 4, 177-190.
- BRIAN (M.V.) (1959), In : *The Ontogeny of Insects*, 167-171, Acta symposii de evolutione insectorum, Praha.
- BRIAN (M.V.) (1962), *Insectes soc.*, 9, 295-310.
- BRIAN (M.V.) (1963), *Insectes soc.*, 10, 91-102.
- BRIAN (M.V.) (1965 a), *Social Insect Populations*, Academic Press, London, 135 p.
- BRIAN (M.V.) (1965 b), In : *Symp. zool. Soc.*, London, 14, 13-38.
- BRIAN (M.V.) (1965 c), *Insectes soc.*, 12, 347-362.
- BRIAN (M.V.) (1967), In : *Coll. Int. C.N.R.S.*, Paris, 173, 61-76.

- BRIAN (M.V.) (1969), *Insectes soc.*, 16, 249-268.
- BRIAN (M.V.) (1973 a), *Insectes soc.*, 20, 87-102.
- BRIAN (M.V.) (1973 b), *Anim. Behav.*, 21, 691-698.
- BRIAN (M.V.) (1973 c), *Physiol. Zool.*, 46, 245-252.
- BRIAN (M.V.) (1974), *Anim. Behav.*, 22, 879-889.
- BRIAN (M.V.) (1975 a), *Entomologia exp. appl.*, 18, 429-442.
- BRIAN (M.V.) (1975 b), *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- BRIAN (M.V.) (1976), In : LÜSCHER (M.) (ed.), *Phase and Caste Determination in Insects ; Endocrine Aspects*, 63-70. Pergamon Press, Oxford et N.Y.
- BRIAN (M.V.) (1979), In : HERMANN (H.R.) (ed.), *Social Insects*, vol. 1, 122-222. Acad. Press, New York.
- BRIAN (M.V.) (1980), *Biol. Rev.*, 55, 379-415.
- BRIAN (M.V.) et ABBOTT (A.) (1977), *Anim. Behav.*, 25, 1047-1057.
- BRIAN (M.V.) et BLUM (M.S.) (1969), *J. Insect Physiol.*, 15, 2213-2223.
- BRIAN (M.V.) et CARR (C.) (1960), *J. Insect Physiol.*, 5, 81-94.
- BRIAN (M.V.) et HIBBLE (J.) (1963), *Insectes soc.*, 10, 71-82.
- BRIAN (M.V.) et HIBBLE (J.) (1964), *Insectes soc.*, 11, 223-238.
- BRIAN (M.V.) et JONES (R.M.) (1980), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 281-286.
- BRIAN (M.V.), JONES (R.M.) et WARDLAW (J.C.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 191-207.
- BRIAN (M.V.) et KELLY (A.F.) (1967), *Insectes soc.*, 14, 13-24.
- BRIAN (M.V.) et RIGBY (C.) (1978), *Insectes soc.*, 25, 89-110.
- BROUGH (E.J.) (1976), *J. Aust. ent. Soc.*, 15, 339-346.
- BROUGH (E.J.) (1978), *Z. Tierpsychol.*, 46, 279-297.
- BROWN (W.L. Jr.) (1958), *Psyche, Camb.*, 64, 115.
- BROWN (W.L. Jr.) (1959), *Psyche, Camb.*, 66, 24-27.
- BROWN (W.L. Jr.) (1974), *Psyche, Camb.*, 81, 70-83.
- BROWN (W.L. Jr.) (1979), *Psyche, Camb.*, 86, 337-346.
- BROWN (W.L. Jr.), EISNER (T.) et WHITTAKER (R.M.) (1970), *Bio. Science*, 20, 21-22.
- BROWN (W.L. Jr.) et TAYLOR (R.W.) (1970), In : *The Insects of Australia*, 951-959. Univ. Melb. Press, Melbourne.
- BROWN (W.L. Jr.) et WILSON (E.O.) (1959), *Quart. Rev. Biol.*, 34, 278-294.
- BROWN (W.V.) et MOORE (B.P.) (1979), *Insect Biochem.*, 9, 451-490.
- BRUN (R.) (1914), *Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen*, Fischer, Jena, 234 p.
- BRUN (R.) (1924), *Das Leben der Ameisen*. Treubners naturwiss., Bibliothek. 31.
- BRUN (R.) (1952), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 25, 73-86.
- BRUN (R.) et KUTTER (H.) (1949), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 22, 309-322.
- BRUNIQUEL (S.) (1972), *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 275, 397-399.
- BUCKINGHAM (E.N.) (1911), *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 46, 425-507.
- BUFFON (G. de) (1749-1788), *Histoire naturelle, générale et particulière*. Paris.
- BURKHALTER (A.) (1972), In : WEHNER (R.) (ed.), *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*, 303-308. Springer, Berlin.
- BUSCHINGER (A.) (1965), *Insectes soc.*, 12, 327-334.
- BUSCHINGER (A.) (1966), *Insectes soc.*, 13, 5-16.
- BUSCHINGER (A.) (1970), *Biol. Zbl.*, 88, 273-299.
- BUSCHINGER (A.) (1972), *Naturwissenschaften*, 59, 313-314.
- BUSCHINGER (A.) (1974 a), In : SCHMIDT (G.H.) (ed.), *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, 862-896. Wiss. Verlagsges., Stuttgart.

- BUSCHINGER (A.) (1974 b), *Insectes soc.*, 21, 133-144.
- BUSCHINGER (A.) (1975 a), In : NOIROT (Ch.), HOWSE (P.E.) et LE MASNE (G.) (ed.), *Pheromones and Defensive Secretions in Social Insects*, Symp. IUSSI, Dijon, 225-233.
- BUSCHINGER (A.) (1975 b), *Naturwissenschaften*, 62, 239.
- BUSCHINGER (A.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 215-226.
- BUSCHINGER (A.) (1978 a), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Besançon, 12-22.
- BUSCHINGER (A.) (1978 b), *Insectes soc.*, 25, 163-172.
- BUSCHINGER (A.) et ALLOWAY (T.M.) (1978), *Insectes soc.*, 25, 339-350.
- BUSCHINGER (A.) et ALLOWAY (T.M.) (1979), *Z. Tierpsychol.*, 49, 113-119.
- BUSCHINGER (A.), EHRHARDT (W.) et WINTER (U.) (1980), *Z. Tierpsychol.*, 53, 245-264.
- BUSCHINGER (A.), FRANCOEUR (A.) et FISCHER (K.) (1980), *Psyche*, Camb., 87, 1-12.
- BUSCHINGER (A.), FRENZ (G.) et WUNDERLICH (M.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 169-182.
- BUSCHINGER (A.) et KLOFT (W.) (1973), *ForschBer. Landes NRhein-Westf.*, 2306, 5-34.
- BUSCHINGER (A.) et WINTER (U.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 333-362.
- BUSCHINGER (A.) et WINTER (U.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 549-558.
- BUSCHINGER (A.) et WINTER (U.) (1978), *Insectes soc.*, 25, 63-78.
- BUTENANDT (A.), LINZEN (B.) et LINDAUER (M.) (1959), *Archs Anat. microsc. Morph. exp.*, 48, 13-19.
- BUTLER (C.G.) (1954), *Bee World*, 35, 169-176.
- CAGNIANT (H.) (1968), *Insectes soc.*, 15, 157-170.
- CAGNIANT (H.) (1973), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 277, 2197-2198.
- CAGNIANT (H.) (1979), *Insectes soc.*, 26, 51-60.
- CAGNIANT (H.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 157-174.
- CAGNIANT (H.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 34-37.
- CAGNIANT (H.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 175-188.
- CAMMAERTS (R.) (1973), *Proc. 7th. Int. Congr. IUSSI*, London, 56-61.
- CAMMAERTS (R.) (1974), *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 77, 187-219.
- CAMMAERTS (M.C.) (1977 a), *Insectes soc.*, 24, 147-161.
- CAMMAERTS (M.C.) (1977 b), *Biol. Behav.*, 2, 287-308.
- CAMMAERTS (M.C.) (1978), *Biol. Behav.*, 4, 159-172.
- CAMMAERTS (M.C.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 328-342.
- CAMMAERTS (M.C.) (1981), *Biol. Ecol. méditer.*, 7, 159-160.
- CAMMAERTS (M.C.) (1982), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Barcelone 65-72.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1973 a), *J. Insect Physiol.*, 19, 1299-1315.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1973 b), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 63-67.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1974 a), *J. comp. Physiol.*, 88, 373-382.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1974 b), *Behaviour*, 50, 111-122.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1974 c), *Insectes soc.*, 21, 235-247.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) (1975), *Anim. Behav.*, 23, 124-130.
- CAMMAERTS (M.C.), EVERSLED (R.P.) et MORGAN (E.D.) (1981), *J. Insect Physiol.*, 27, 225-231.
- CAMMAERTS (M.C.), EVERSLED (R.P.) et MORGAN (E.D.) (1982), *Physiol. Ent.*, 7, 119-125.
- CAMMAERTS (M.C.), INWOOD (M.R.), MORGAN (E.D.), PARRY (K.) et TYLER (R.C.) (1978), *J. Insect Physiol.*, 24, 207-214.

- CAMMAERTS (M.C.), MORGAN (E.D.) et TYLER (R.C.) (1977), *Biol. Behav.*, 2, 263-272.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.), MORGAN (E.D.) et TYLER (R.C.) (1977), *J. Insect Physiol.*, 23, 421-427.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.), MORGAN (E.D.), TYLER (R.C.) et BRAEKMAN (J.C.) (1976), *J. Insect Physiol.*, 22, 927-932.
- CAMMAERTS-TRICOT (M.C.) et VERHAEGUE (J.C.) (1974), *Insectes soc.*, 21, 275-282.
- CARLIN (N.F.) (1981), *Psyche, Camb.*, 88, 231-244.
- CARTHY (J.D.) (1950), *Nature, Lond.*, 166, 154.
- CARTHY (J.D.) (1951 a), *Behaviour*, 3, 275-303.
- CARTHY (J.D.) (1951 b), *Behaviour*, 3, 304-318.
- CASNATI (G.), RICCA (A.) et PAVAN (M.) (1967), *Chimica ind. appl.*, 49, 57-58.
- CAVILL (G.W.) et FORD (D.L.) (1953), *Chem. Inds Lond.*, 1953, 351.
- CAVILL (G.W.) et HINTERBERGER (H.) (1960), *Proc. 11th Int. Congr. Ent.*, Vienna, 3, 53-59.
- CAVILL (G.W.), ROBERTSON (P.L.) et WHITFIELD (F.B.) (1964), *Science, N. Y.*, 146, 79-80.
- CEUSTERS (R.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 103. Westview Press, Boulder.
- CEUSTERS (R.), BERTRANDS (H.), PETIT (H.) et VAN DE PEER (H.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 38-43.
- CHADAB-CRÉPET (R.) et RETTENMEYER (C.W.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 270-274. Westview Press, Boulder.
- CHAMPALBERT (A.) et JAISSON (P.) (1982), (sous presse).
- CHAPMAN (J.A.) (1969), *Ann. ent. Soc. Am.*, 62, 1256-1259.
- CHAUVIN (R.) (1962), *Insectes soc.*, 9, 311-321.
- CHAUVIN (R.) (1963), *Les Sociétés animales. De l'Abeille au Gorille*, Plon, Paris, 355 pages.
- CHAUVIN (R.) (1964), *Insectes soc.*, 11, 1-20.
- CHAUVIN (R.) (1966), *Insectes soc.*, 13, 59-68.
- CHAUVIN (R.) (1969), *Le monde des Fourmis*, Plon, Paris, 285 p.
- CHAUVIN (R.), COURTOIS (G.) et LECOMTE (J.) (1961), *Insectes soc.*, 8, 99-107.
- CHERIX (D.) (1981), *Contribution à la biologie et à l'écologie de Formica lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Le problème des super-colonies*. Thèse, Université de Lausanne, 212 p.
- CHERIX (D.) et FLETCHER (D.J.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 249. Westview Press, Boulder.
- CHERIX (D.), FLETCHER (D.J.) et BLUM (M.S.) (1982), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Barcelone, 73-82.
- CHERIX (D.) et ROSENGREN (R.) (1979), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Lausanne, 61-69.
- CHERRETT (J.M.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 114. Westview Press, Boulder.
- COGLITORE (C.) et CAMMAERTS (M.C.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 353-370.
- COGLITORE (C.), SCANU (M.) et CAMMAERTS (M.C.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 48-49.
- COLE (A.C.) et JONES (J.W.) (1948), *Am. Midl. Nat.*, 39, 641-651.
- COLE (B.J.) (1981), *Science, N. Y.*, 212, 83-84.
- COLOMBEL (P.) (1972), *Insectes soc.*, 19, 171-193.

- CORN (M.L.) (1976), *The Ecology and Behavior of Cephalotes atratus, a Neotropical Ant.* Ph. D. Thesis, Harvard.
- CORN (M.L.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 29-42.
- CORNETZ (V.) (1911), *Revue suisse Zool.*, 19, 153-173.
- COTTI (G.) (1963), *Collana Verde*, 8, 1-414.
- COURET (H.) (1978), *Marquage des pistes chez les Dolichoderinae (Hym. Formicidae) ; étude comparative de trois espèces : Tapinoma erraticum, Tapinoma nigerrimum, Iridomyrmex humilis.* Thèse 3^e cycle, Université de Toulouse, 107 p.
- COURET (H.) et PASSERA (L.) (1979), *Annls Sci. nat. Zool.*, 13^e série, 1, 39-48.
- CRAWLEY (W.C.) et DONISTHORPE (H.) (1912), *Proc. 2th Int. Congr.*, 73-86.
- CREIGHTON (W.S.) (1950), *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 104, 1-585.
- CREIGHTON (W.S.) (1963), *Psyche, Camb.*, 70, 133-143.
- CREIGHTON (W.S.) et CRANDALL (R.H.) (1954), *Biol. Rev. Cy Coll. N.Y.*, 16, 2-6.
- CREIGHTON (W.S.) et CREIGHTON (M.P.) (1959), *Psyche, Camb.*, 66, 1-12.
- CREIGHTON (W.S.) et GREGG (R.E.) (1954), *Psyche, Camb.*, 61, 41-57.
- CREIGHTON (W.S.) et NUTTING (W.L.) (1965), *Psyche, Camb.*, 72, 59-64.
- CREWE (R.M.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 77-83.
- CREWE (R.M.) et BLUM (M.S.) (1970), *Z. vergl. Physiol.*, 70, 363-373.
- CREWE (R.M.), BLUM (M.S.) et COLLINGWOOD (C.A.) (1972), *Comp. Biochem. Physiol.*, 43B, 703-716.
- CREWE (R.M.), BRAND (J.M.) et FLETCHER (D.J.) (1969), *Ann. ent. Soc. Am.*, 62, 1212.
- CREWE (R.M.), BRAND (J.M.), FLETCHER (D.J.) et EGGERS (S.H.) (1970), *J. Ga. ent. Soc.*, 5, 42-47.
- CREWE (R.M.) et FLETCHER (D.J.) (1974), *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 37, 291-298.
- CROSS (J.H.), BYLER (R.C.), RAVID (U.), SILVERSTEIN (R.M.), ROBINSON (S.W.), BAKER (P.M.), DE OLIVEIRA (J.S.), JUTSUM (A.R.) et CHERRETT (J.M.), (1979) *J. Chem. Ecol.*, 5, 187-203.
- CZECHOWSKI (W.) (1977), *Annls zool.*, 34, 1-26.
- DARTIGUES (D.) (1978), *Etude du polymorphisme chez Camponotus aethiops Latr. (Hymenoptera - Formicidae). Aspects biométrique et biologique.* Thèse 3^e Cycle, Université de Toulouse, 130 p.
- DARTIGUES (D.), PASSERA (L.) (1979), *Bull. Soc. zool. Fr.*, 104, 197-207.
- DARWIN (Ch.) (1859), *On the origin of species by means of natural selection, of the preservation of favoured races in the struggle for life*, John Murray, London, 502 p.
- DAVID (C.T.) et WOOD (D.L.) (1980), *Can. Ent.*, 112, 993-1000.
- DECHARME (M.) (1978), *Contribution à la connaissance de Leucocoprinus gongylophorus (Moeller) Heim champignon symbiote de la Fourmi Acromyrmex octospinosus (Reich).* D.E.A., Université de Paris, 68 p.
- DEJEAN (A.) (1974), *Etude du cycle biologique et de la reproduction de Temnothorax recedens (Nyl.) (Insecta Formicidae).* Thèse 3^e Cycle, Université de Toulouse, 155 p.
- DEJEAN (A.) (1980 a et b), *Annls Sci. nat. Zool.*, 13^e série, 2, 131-143, 145-150.
- DEJEAN (A.) (1982), *Quelques aspects de la prédation chez des Fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae - Myrmicinae).* Thèse, Université de Toulouse, 263 p.
- DEJEAN (A.) et PASSERA (L.) (1974), *Insectes soc.*, 21, 343-356.
- DELAGE (B.) (1968), *Bull. biol. Fr. Belg.*, 102, 315-367.

- DELAGE-DARCHEN (B.) (1974 a), In : SCHMIDT (G.H.) (ed.), *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, 590-603. Wiss. Verlagsges., Stuttgart.
- DELAGE-DARCHEN (B.) (1974 b), *Insectes soc.*, 21, 13-34.
- DELAGE (B.) et JAISSON (P.) (1969), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 268, 701-703.
- DÉLYE (G.) (1957), *Insectes soc.*, 4, 77-82.
- DÉLYE (G.) (1973), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 277, 1533-1535.
- DÉLYE (G.) (1974), *Insectes soc.*, 21, 369-380.
- DOBRZAŃSKA (J.) et DOBRZAŃSKI (J.) (1969), *Insectes soc.*, 7, 1-8.
- DOBRZAŃSKI (J.) (1961), *Acta Biol. exp. Vars.*, 21, 53-73.
- DOBRZAŃSKI (J.) (1965), *Acta Biol. exp. Vars.*, 25, 59-71.
- DOBRZAŃSKI (J.) et DOBRZAŃSKA (J.) (1975), *Acta Neurobiol. exp.*, 35, 299-309.
- DODD (F.P.) (1902), *Victorian Nat.*, 18, 136-140.
- DONISTHORPE (H.) (1922), *Biol. Bull.*, 42, 173-184.
- DONISTHORPE (H.) (1927), *British Ants, their Life-History and Classification*, Routledge and Sons, London, 436 p.
- DUELLI (P.) (1972), In : WEHNER (R.) (ed.), *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*, 281-286, Verlag, Berlin.
- DUELLI (P.) et DUELLI-KLEIN (R.) (1976), *Stud. Entomol. Bras.*, 19, 409-419.
- DUELLI (P.) et WEHNER (R.) (1973), *J. comp. Physiol.*, 86, 37.
- DUFFIELD (R.M.) et BLUM (M.S.) (1973 a), *Ann. ent. Soc. Am.*, 66, 1357.
- DUFFIELD (R.M.) et BLUM (M.S.) (1973 b), In : BLUM (M.S.), 1973.
- DUFFIELD (R.M.), BLUM (M.S.) et WHEELER (J.W.) (1976), *Comp. Biochem. Physiol.*, 54B, 439-440.
- DUMPERT (K.) (1972), *Z. vergl. Physiol.*, 76, 403-425.
- EBBERS (B.C.) et BARROW (E.M.) (1980), *Proc. ent. Soc. Wash.*, 82, 405-407.
- EDWARDS (J.P.) (1982), *Proc. 9th Int. Congr. IUSSI*, Boulder, suppl., 3.
- EIBL-EIBESFELDT (I.) et EIBL-EIBESFELDT (E.) (1967), *Z. Tierpsychol.*, 24, 278-281.
- EIDMANN (H.) (1927), *Russk. zool. Zh.*, 7, 39-47.
- ELGERT (B.) et ROSENGREN (R.) (1977), *Memo. Soc. Fauna Flora fenn.*, 53, 35-38.
- ELMES (G.W.) et WARDLAW (J.C.) (1983), *Insectes soc.*, 30, 134-148.
- ELTON (C.S.) (1932), *J. Anim. Ecol.*, 1, 69-76.
- EMERSON (A.E.) (1939), *Am. Midl. Nat.*, 21, 182-209.
- EMERY (C.) (1886), *Boll. Soc. ent. ital.*, 18, 412-413.
- EMERY (C.) (1894), *Biol. Zbl.*, 14, 53-59.
- EMERY (C.) (1909), *Biol. Zbl.*, 29, 352-363.
- EMERY (C.) (1911), *Biol. Zbl.*, 31, 625-642.
- EMERY (C.) (1915), *La vita delle Formiche*, Bocca, Torino, 254 p.
- ERHARDT (H.J.) (1962), *Naturwissenschaften*, 49, 524-525.
- EVERSHED (R.P.), MORGAN (E.D.) et CAMMAERTS (M.C.) (1981), *Naturwissenschaften*, 68, 374-376.
- EVERSHED (R.P.), MORGAN (E.D.) et CAMMAERTS (M.C.) (1982), *Insect Biochem.*, 12, 383-391.
- FABER (W.) (1967), *Pflanzenschutzberichte*, 36, 73-108.
- FABER (W.) (1969), *Pflanzenschutzberichte*, 39, 39-100.
- FABRE (J.H.) (1879-1903), *Souvenirs entomologiques*, 10 vol., (1920-1924), Delagrave, Paris.

- FEBVAY (G.) et KERMARREC (A.) (1981 a), *Int. J. Insect Morphol. Embryol*, 10, 441-449.
- FEBVAY (G.) et KERMARREC (A.) (1981 b), *Arch. Biol.*, 92, 299-316.
- FELLERS (J.H.) et FELLERS (G.M.) (1976), *Science, N.Y.*, 192, 70-72.
- FERRIÈRE (A.) (1915), *La loi du progrès en Biologie et en Sociologie et la question de l'Organisme social*, Giard et Brière, Paris.
- FLETCHER (D.J.) (1971), *J. Ent.*, (A.), 46, 27-37.
- FLETCHER (D.J.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 116-121.
- FLETCHER (D.J.) et BLUM (M.S.) (1981), *Science, N.Y.*, 212, 73-75.
- FLETCHER (D.J.) et BRAND (J.M.) (1968), *J. Insect Physiol.*, 14, 783-788.
- FLORKIN (M.) (1965), *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 51, 239-256.
- FOREL (A.) (1874), *Les Fourmis de la Suisse*, Le Flambeau, La Chaux-de-Fonds, 2^e édit. 1920, 333 p.
- FOREL (A.) (1880), *Mitth. Morph. Phys. Gesell, München*, Jan 1-2.
- FOREL (A.) (1886), *Annls Soc. ent. Belg.*, 30, 131-215.
- FOREL (A.) (1895), *Annls Soc. ent. Belg.*, 39, 429-430.
- FOREL (A.) (1898), *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 34, 380-384.
- FOREL (A.) (1906), *Rev. suisse Zool*, 14, 51-69.
- FOREL (A.) (1908), *The Senses of Insects*, Methuen and Co., London, 324 p.
- FOREL (A.) (1921), *Le monde social des Fourmis*, t. 1, p. 15, Kundig, Genève.
- FOWLER (H.G.) (1982), *Int. J. Invert. Reprod.*, 4, 333-335.
- FOWLER (H.G.) et ROBERTS (R.B.) (1980), *J. Kans. ent. Soc.*, 53, 295-304.
- FRANCOEUR (A.) (1965), *Naturaliste can.*, 92, 263-276.
- FRAZIER (C.A.) (1968), *CIBA Clin. Symposia*, 20, 87-88.
- FREELAND (J.) (1958), *Aust. J. Zool.*, 6, 1-18.
- FRESNEAU (D.) et DUPUY (P.) (1982), (sous presse).
- FRESNEAU (D.), GARCIA-PEREZ (J.) et JAISSON (P.) (1982), In : JAISSON (P.) (ed.), *Social Insects in the Tropics*, vol. 1, 129-155, Presses de l'Université de Paris XIII, Paris.
- FUSCO (R.), TRAVE (R.) et VERCELLON (A.) (1955), *Chimica ind. appl.*, 37, 958-959.
- GALLÉ (L.) (1978), *Acta biol. Szeged*, 24, 97-104.
- GARCIA-PEREZ (J.), JAISSON (P.) et VERNET (P.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 61-67.
- GÉNÉ (C.G.) (1842), *Mem. Soc. Ital. Resid. Modena*, 23, 30-62.
- GLANCEY (B.M.), STRINGER (C.E.) et BISHOP (P.M.) (1973 a), *J. Ga. ent. Soc.*, 8, 217-220.
- GLANCEY (B.M.), STRINGER (C.E.), CRAIG (C.M.), BISHOP (P.M.) et MARTIN (B.B.) (1973 b), *Ann. ent. Soc. Am.*, 66, 233-234.
- GOETSCH (W.) (1934), *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 28, 319-401.
- GOETSCH (W.) (1937), *Naturwissenschaften*, 25, 803-808.
- GOETSCH (W.) (1951), *Zool. Jb. Syst. Ökol. u. Geogr. d. Tiere*, 80, 64-98.
- GOETSCH (W.) (1953), *Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten*. Akad. Verlagsgesell, Leipzig, 482 p.
- GÖSSWALD (K.) (1938), *Proc. Int. Congr. Ent.*, 2, 1150-1155.
- GÖSSWALD (K.) (1950), *Umschau Wissenschaft. u. Technik*, 17, 527-530.
- GÖSSWALD (K.) (1953), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 26, 81-128.
- GÖSSWALD (K.) (1954), *Unsere Ameisen*, Kosmos, Stuttgart.
- GÖSSWALD (K.) (1961), *Proc. 4th Int. Congr. IUSSI*, Pavia, 106-108.

- GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1953 a), *Naturwissenschaften*, 40, 38-39.
 GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1953 b), *Zool. Anz.*, 151, 126-134.
 GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1954 a), *Insectes soc.*, 1, 229-246.
 GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1954 b), *Insectes soc.*, 1, 305-318.
 GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1955), *Naturwissenschaften*, 42, 133-134.
 GÖSSWALD (K.) et BIER (K.) (1957), *Insectes soc.*, 4, 335-348.
 GRASSÉ (P.P.) (1952), *Coll. Int. C.N.R.S.*, Paris, 34, 7-17.
 GRASSÉ (P.P.) (1954), In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, 561-575, Masson, Paris.
 GRASSÉ (P.P.) (1958), *J. Psychol. norm. path.*, 129-150.
 GRASSÉ (P.P.) (1959), *Insectes soc.*, 6, 41-84.
 GRAY (B.) (1971), *Insectes soc.*, 18, 81-94.
 GREGG (R.) (1942), *Ecology*, 28, 295-308.
 GRIS (G.) et CHERIX (D.) (1977), *Bull. Soc. ent. suisse*, 50, 249-50.
- HAGAN (H.R.) (1954), *Am. Mus. Novit.*, 1663, 1-12.
 HAMILTON (W.D.) (1964), *J. theoret. Biol.*, 7, 1-52.
 HAMILTON (W.D.) (1972), *A. Rev. Ecol. Syst.*, 3, 193-232.
 HANGARTNER (W.) (1967), *Z. vergl. Physiol*, 57, 103-136.
 HANGARTNER (W.) (1969), *Z. vergl. Physiol*, 62, 111-120.
 HANSEN (T.E.) et VIK (M.O.) (1980), *Zool. Zh.*, 60, 380-387.
 HARKNESS (R.D.) et WEHNER (R.) (1977), *Endeavour*, new series, 1, 115-121.
 HARTWICK (E.B.), FRIEND (W.G.) et ATWOOD (C.E.) (1977), *Can. Ent.*, 109, 129-136.
 HASKINS (C.P.) (1960), *J. N.Y. ent. Soc.*, 68, 66-67.
 HASKINS (C.P.) (1978), *Psyche, Camb.*, 85, 407-415.
 HASKINS (C.P.) et ENZMANN (E.V.) (1938), *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 37, 97-162.
 HASKINS (C.P.) et HASKINS (E.F.) (1964), *Insectes soc.*, 11, 267-282.
 HASKINS (C.P.) et HASKINS (E.F.) (1974), *Psyche, Camb.*, 81, 258-267.
 HASKINS (C.P.) et WHELDEN (R.M.) (1965), *Psyche, Camb.*, 72, 87-112.
 HASKINS (C.P.) et ZAHL (P.A.) (1971), *Psyche, Camb.*, 78, 1-11.
 HEMMINGSEN (A.M.) (1973), *Vidensk. meddr dansk naturh. Foren*, 136, 49-56.
 HENNAUT-RICHE (B.), JOSENS (G.) et PASTEELS (J.) (1979), *Assemblée gén. Section française IUSSI*, Lausanne, 71-78.
 HENQUELL (D.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 577-583.
 HENQUELL (D.) (1978), *Sur l'existence d'une piste chimique chez Formica polycetena élevée dans des conditions de vie semi-naturelles*. Thèse, Université de Besançon, 80 p.
 HENQUELL (D.) et ABDI (H.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 47-66.
 HERBERS (J.M.) (1979), *Am. Midl. Nat.*, 101, 69-75.
 HERMANN (H.R.) et BLUM (M.S.) (1968), *Psyche, Camb.*, 75, 216-227.
 HEYDE (K.) (1924), *Biol. Zbl.*, 44, 623-654.
 HIGASHI (S.) (1978), *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 6, Zool., 19, 695-705.
 HINGSTON (R.) (1928), *Problems of Instinct and Intelligence*. Arnold, London.
 HINTON (H.E.) (1951), *Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc.*, 111-175.
 HOAGLAND (H.) (1931), *J. Gen. Psychol.*, 5, 21-41.
 HOHORST (B.) (1972), *Insectes soc.*, 19, 389-402.
 HÖLLDOBLER (B.) (1967), *Z. vergl. Physiol.*, 56, 1-21.
 HÖLLDOBLER (B.) (1969), *Zool. Anz suppl.* 33, 580-585.
 HÖLLDOBLER (B.) (1970 a), *Z. vergl. Physiol.*, 66, 215-250.

- HÖLLDOBLER (B.) (1970 b), *Umschau*, 70, 663-669.
- HÖLLDOBLER (B.) (1971 a), *Z. vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
- HÖLLDOBLER (B.) (1971 b), *J. Insect Physiol.*, 17, 1497-1499.
- HÖLLDOBLER (B.) (1971 c), *Science, N.Y.*, 171, 1149-1151.
- HÖLLDOBLER (B.) (1971 d), *Scientific Am.*, 224, 86-96.
- HÖLLDOBLER (B.) (1973 a), *Nova Acta Leopoldina*, 37, 259-292.
- HÖLLDOBLER (B.) (1973 b), *Oecologia*, 11, 371-380.
- HÖLLDOBLER (B.) (1974), *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 71, 3274-3277.
- HÖLLDOBLER (B.) (1976 a), *Science, N.Y.*, 192, 912-914.
- HÖLLDOBLER (B.) (1976 b), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 3-44.
- HÖLLDOBLER (B.) (1976 c), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 405-423.
- HÖLLDOBLER (B.) (1978), *Adv. St. Behav.*, 8, 75-115.
- HÖLLDOBLER (B.) (1979), *Proc. Am. philo. Soc.*, 123, 211-218.
- HÖLLDOBLER (B.) (1980), *Science, N.Y.*, 210, 86-88.
- HÖLLDOBLER (B.) (1981), *Psyche, Camb.*, 88, 245-257.
- HÖLLDOBLER (B.) (1982 a), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 312-317. Westview Press, Boulder.
- HÖLLDOBLER (B.) (1982 b), *Naturwissenschaften*, 69, 186-187.
- HÖLLDOBLER (B.) (1982 c), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 301-314.
- HÖLLDOBLER (B.) (1982 d), *Oecologia*, 52, 208-213.
- HÖLLDOBLER (B.) et ENGEL (H.) (1978), *Psyche, Camb.*, 85, 285-330.
- HÖLLDOBLER (B.), ENGEL (H.) et TAYLOR (R.) (1982), *Naturwissenschaften*, 69, 90-91.
- HÖLLDOBLER (B.) et HASKINS (C.P.) (1977), *Science, N.Y.*, 195, 793-794.
- HÖLLDOBLER (B.) et LUMSDEN (C.J.) (1980), *Science, N.Y.*, 210, 732-739.
- HÖLLDOBLER (B.) et MASCHWITZ (U.) (1965), *Z. vergl. Physiol.*, 50, 551-568.
- HÖLLDOBLER (B.) et MÖGLICH (M.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 237-264.
- HÖLLDOBLER (B.), MÖGLICH (M.) et MASCHWITZ (U.) (1973), *Encycl. Cinematographica*, E 2040 / 1973, 3-14.
- HÖLLDOBLER (B.), MÖGLICH (M.) et MASCHWITZ (U.) (1974), *J. comp. Physiol.*, 90, 105-127.
- HÖLLDOBLER (B.), MÖGLICH (M.) et MASCHWITZ (U.) (1981), *Psyche, Camb.*, 88, 347-374.
- HÖLLDOBLER (B.), STANTON (R.) et ENGEL (H.) (1976), *Psyche, Camb.*, 83, 32-41.
- HÖLLDOBLER (B.) et TRANIELLO (J.F.) (1980), *Naturwissenschaften*, 67, 360.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1970), *Psyche, Camb.*, 77, 385-399.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1976), *Science, N.Y.*, 195, 900-902.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1977 a), *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 74, 2072-2075.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1977 b), *Science, N.Y.*, 195, 900-902.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1978 a), *Pour la Science*, 4, 64-71.
- HÖLLDOBLER (B.) et WILSON (E.O.) (1978 b), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 19-60.
- HÖLLDOBLER (B.) et WÜST (M.) (1973), *Z. Tierpsychol.*, 32, 1-9.
- HÖLLDOBLER (K.) (1928), *Biol. Zbl.*, 129-142.
- HÖLLDOBLER (K.) (1952), *Z. angew. Ent.*, 34, 291-293.
- HÖLLDOBLER (K.) (1953), *Z. angew. Ent.*, 34, 598-606.
- HÖLLDOBLER (K.) (1965), *Bull. Soc. ent. suisse*, 38, 71-79.
- HOLLINGSWORTH (M.J.) (1960), *Insectes soc.*, 7, 17-37.
- HORSTMANN (K.) (1970), *Oecologia*, 5, 138-157.

- HORSTMANN (K.) (1974), *Oecologia*, 15, 187-204.
- HORSTMANN (K.) (1975), *Waldhygiene*, 11, 33-40.
- HORSTMANN (K.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 227-242.
- HOWARD (D.F.) et BLOMQUIST (G.L.) (1982), *A. Rev. Ent.*, 27, 149-172.
- HOWARD (D.F.), BLUM (M.S.), JONES (T.H.) et TOMALSKI (M.D.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 369-374.
- HOWARD (D.F.) et TSCHINKEL (W.R.) (1981), *J. Insect Physiol.*, 27, 67-74.
- HOWSE (P.E.) (1979), In : LARWOOD (G.) et ROSEN (B.R.) (ed.), *Biology and Systematics of Colonial Organism*, 345-374. Academic Press, London.
- HOWSE (P.E.), BAKER (R.) et EVANS (D.A.) (1977), *Proc. 8th. Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 44-45.
- HOWSE (P.E.) et BRADSHAW (J.W.) (1980), In : BISBY (F.A.), VAUGHAN (J.G.) et WRIGHT (C.A.7) (ed), *Chemosystematics : Principles and Practice*, 71-90. Acad. Press, New York.
- HUBBELL (S.P.), JOHNSON (L.K.), STANISLAV (E.), WILSON (B.) et FOWLER (H.) (1980), *Biotropica*, 12, 210-213.
- HUBER (J.) (1905), *Biol. Zbl.*, 25, 606-619, 625-635.
- HUBER (P.) (1802), *Trans. Linn. Soc. London*, 6, 214-298.
- HUBER (P.) (1810), *Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes*. J. Paschoud, Paris, 328 p.
- HUNG (A.C.) (1973), *Ent. News*, 84, 253-259.
- HUWYLER (S.), GROB (K.) et VISCONTINI (M.) (1973), *Helv. chim. Acta.*, 56, 976-977.
- HUWYLER (S.), GROB (K.) et VISCONTINI (M.) (1975), *J. Insect Physiol.*, 21, 299-304.
- IHERING (H. von) (1898), *Zool. Anz.*, 21, 238-245.
- JAFFE (K.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 332. Westview Press, Boulder.
- JAFFE (K.) et HOWSE (P.E.) (1979), *Anim. Behav.*, 27, 930-939.
- JAISSE (P.) (1969), *Insectes soc.*, 16, 279-312.
- JAISSE (P.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 176-181.
- JAISSE (P.) (1975 a), *Behaviour*, 52, 1-37.
- JAISSE (P.) (1975 b), *La Recherche*, 58, 680-683.
- JAISSE (P.) (1980), *Nature, Lond.*, 286, n° 5771, 388-389.
- JAISSE (P.) et FRESNEAU (D.) (1978), *Evolution sociale chez deux Fourmis mexicaines*. Film 16 mm, SFRS-Univ. Paris Nord - CIES.
- JANDER (R.) (1957), *Z. vergl. Physiol.*, 40, 162-238.
- JANET (C.) (1894), *Ann. Soc. ent. Fr.*, 63, 109-117.
- JANET (C.) (1895), *Mém. Soc. zool. Fr.*, 8, 1-140.
- JANET (C.) (1896), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 122, 799-802.
- JANET (C.) (1897), *Rapports des animaux myrmécophiles avec les Fourmis*. Ducourtieux. Limoges, 98 p.
- JANET (C.) (1898), Note 17, Cané et Naud, Paris 1-30.
- JEANTET (A.Y.) (1973), *Annls Sci. nat. Zool.*, 12^e série, 15, 259-270.
- JEANTET (A.Y.) (1981), *Principaux aspects de l'accumulation de composés minéraux et de réserves organiques chez un insecte social Formica polyctena F. Implications physiologiques et écotoxicologiques*. Thèse, Université de Paris, 222 p.
- JENSEN (T.F.) (1978), *Nat. jutlandica*, 20, 203-258.

- JENTSCH (J.) (1969), *Proc. 6th Int. Congr. IUSSI*, Bern, 69-75.
- JESSEN (K.), MASCHWITZ (U.) et HAHN (M.) (1979), *Zoomorphologie*, 94, 49-66.
- JOHNSON (R.A.) (1954), *Proc. Linn. Soc. N.Y.*, 63-65, 41-70.
- JOUVENAZ (D.P.), BANKS (W.A.) et LOFGREN (C.S.) (1973), *Ann. ent. Soc. Am.*, 67, 442-444.
- JOUVENAZ (D.P.), LOFGREN (C.S.), CARLSON (D.A.) et BANKS (W.A.) (1978), *Fla. Ent.*, 61, 244.
- KANNOVSKI (P.B.) et JOHNSON (P.L.) (1969), *Anim. Behav.*, 17, 425-429.
- KARLSON (P.) (1960), *Ergebn. Biol.*, 12, 212-225.
- KARLSON (P.) et BUTENANDT (A.) (1959), *A. Rev. Ent.*, 4, 39-58.
- KARLSON (P.) et LÜSCHER (M.) (1959), *Nature Lond.*, 183, 55-56.
- KAUDEWITZ (F.) (1955), *Biol. Zbl.*, 74, 69-87.
- KENNEDY (C.H.) et TALBOT (M.) (1939), *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 48, 202-210.
- KERMARREC (A.), MAULEON (M.), ABUD ANTUN (A.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 29-48.
- KHAN (A.R.), GREEN (H.B.) et BRAZZEL (J.R.) (1967), *J. econ. Ent.*, 60, 915-917.
- KIEPENHAUER (J.) (1968), *Z. vergl. Physiol.*, 57, 409-411.
- KILL (V.) (1934), *Biol. Zbl.*, 54, 114-146.
- KNEITZ (G.) (1964), *Insectes soc.*, 11, 105-130.
- KNEITZ (G.) (1969), *Zool. Anz. Suppl. Dtsch.*, 33, 209-215.
- KONDOH (M.) (1968), *Jap. J. Ecol.*, 18, 124-133.
- KRÜGER (E.) (1910), *Z. Wiss. Zool.*, 95, 327-381.
- KUGLER (C.) (1978), *Insectes soc.*, 25, 267-274.
- KUGLER (C.) (1979), *Ann. ent. Soc. Am.*, 72, 532-536.
- KUTTER (H.) (1950), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 23, 81-94.
- KUTTER (H.) (1952), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 25, 57-72.
- KUTTER (H.) (1956), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 29, 1-18.
- KUTTER (H.) (1957), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 30, 1-24.
- KUTTER (H.) (1967), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 40, 78-91.
- KUTTER (H.) (1969), *Neujahrsblatt Herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 171, 1-62.
- KUTTER (H.) (1977), *Insecta Helvetica*. Vol. 6, Hymenoptera Formicidae, Fotorotar, AG, Zürich, 298 p.
- KUTTER (H.) et STUMPER (R.) (1969), *Proc. 6th Int. Congr. IUSSI*, Bern, 275-279.
- LACHAUD (J.P.) (1981), *Etude des relations hôte-myrécophile entre les Diapriidae Lepidopria pedestris Kieffer et Solenopsis imitatrix Wasmann et la Fourmi Diplorhoptrum fugax Latreille*. Thèse 3^e cycle, Université de Toulouse, 139 p.
- LACHAUD (J.P.), PASSERA (L.) et BLUM (M.S.) (1983) (sous presse).
- LANE (A.) (1977), *Recrutement et orientation chez la Fourmi Leptothorax unifasciatus (Latr.) : rôle de la piste et des tandems*. Thèse 3^e Cycle, Université de Dijon, 124 p.
- LATREILLE (P.A.) (1798), *Essai sur l'histoire des Fourmis de la France*, Brive.
- LATREILLE (P.A.) (1805), *Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes*, vol. 13, Paris.
- LAW (J.H.), WILSON (E.O.) et Mc CLOSKEY (J.A.) (1965), *Science*, Washington, 149, 544-546.
- LEDoux (A.) (1949), *Etude du comportement et de la biologie de la Fourmi fileuse Oecophylla longinoda (Latr.)*. Thèse, Université de Paris, 148 p.

- LE MASNE (G.) (1951), In : GRASSÉ (P.P.) (ed.), *Traité de Zoologie*, 10 (2), 1104-1120, Masson, Paris.
- LE MASNE (G.) (1952), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 235, 1549-1551.
- LE MASNE (G.) (1953 a), *Annls Sci. nat. Zool. Biol. anim.*, 11^e série, 15, 1-56.
- LE MASNE (G.) (1953 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 236, 1096-1098.
- LE MASNE (G.) (1955), *Le Figaro Littéraire*, février.
- LE MASNE (G.) (1956 a), *Insectes soc.*, 3, 239-259.
- LE MASNE (G.) (1956 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 243, 673-675, 1243-1246.
- LE MASNE (G.) (1970 a), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 271, 1038-1041.
- LE MASNE (G.) (1970 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 271, 1119-1121.
- LE MASNE (G.) (1979), *Monitore zool. ital.*, (N.S.), 13, 177-194.
- LE MASNE (G.) (1980), *Bull. int. Soc. fr. Etude Comp. anim.*, n° 1, 27-42.
- LE MASNE (G.) et BONAVIDA (A.) (1969), *Proc. 6th Int., Congr. IUSSI*, Bern, 137-147.
- LE MASNE (G.) et TOROSSIAN (C.) (1965), *Insectes soc.*, 12, 185-194.
- LE MOLI (F.) (1978), *Boll. Zool.*, 45, 399-404.
- LE MOLI (F.) (1980), *Boll. Zool.*, 47, 207-212.
- LE MOLI (F.) et PASSETTI (M.) (1978), *Boll. Zool.*, 45, 389-397.
- LENOIR (A.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 226-233.
- LENOIR (A.) (1979), *Insectes soc.*, 26, 19-37.
- LENOIR (A.) (1979), *Bull. biol. Fr. Belg.*, 68, 79-314.
- LENOIR (A.) (1982), *Behav. Processes*, 7, 27-35.
- LENOIR (A.) et JAISSE (P.) (1982), In : JAISSE (P.) (ed.), *Social Insects in the Tropics*, vol. 1, 157-180, Presses de l'Université de Paris XIII, Paris.
- LE ROUX (G.) (1976), *Annls Soc. ent. Fr.*, (N.S.), 12, 615-620.
- LE ROUX (G.) (1977), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 285, 415-418.
- LESPÈS (C.) (1863), *Bull. Soc. zool. Fr.*, 87, 197-221.
- LEUTERT (W.) (1962), *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 35, 146-154.
- LEUTHOLD (R.H.) (1968), *Psyche, Camb.*, 75, 233-248.
- LEUTHOLD (R.H.) et SCHLUNEGGER (U.) (1973), *Insectes soc.*, 20, 205-213.
- LÉVIEUX (J.) (1965), *Bull. Soc. ent. Fr.*, 70, 259-266.
- LÉVIEUX (J.) (1966), *Insectes soc.*, 13, 117-126.
- LÉVIEUX (J.) (1967 a), *Terre Vie*, 3, 278-296.
- LÉVIEUX (J.) (1967 b), *Insectes soc.*, 14, 313-322.
- LÉVIEUX (J.) (1971), *Insectes soc.*, 18, 29-48.
- LÉVIEUX (J.) (1972 a), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 275, 483-485.
- LÉVIEUX (J.) (1972 b), *Ann. Univ. Abidjan*, E, 5, 144-240.
- LÉVIEUX (J.) (1972 c), *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 10, 379-428.
- LÉVIEUX (J.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 381-390.
- LÉVIEUX (J.) (1976), *Ann. Univ. Abidjan*, E, 9, 339-349, 353-365.
- LÉVIEUX (J.) (1977), *Insectes soc.*, 24, 235-260.
- LÉVIEUX (J.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et Evans (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 48-53. Westview Press, Boulder.
- LÉVIEUX (J.) et LOUIS (D.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 391-404.
- LITTLEDYKE (M.) et CHERRETT (J.M.) (1976), *Bull. ent. Res.*, 66, 205-217.
- LOFGREN (C.S.) et ADAMS (C.T.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 124-128. Westview Press, Boulder.
- LÖFQVIST (J.) (1976), *J. Insect Physiol.*, 22, 1331-1346.
- LONGHURST (C.), BAKER (R.) et HOWSE (P.E.) (1979), *J. Chem. Ecol.*, 5, 703-719.

- LONGHURST (C.), BAKER (R.) et HOWSE (P.E.) (1980), *J. Insect Physiol.*, 26, 551-555.
- LONGHURST (C.), BAKER (R.), HOWSE (P.E.) et SPEED (W.) (1978), *J. Insect Physiol.*, 24, 833-837.
- LONGHURST (C.) et HOWSE (P.E.) (1978), *Anim. Behav.*, 26, 1213-1218.
- LORBER (B.), PASSERA (L.) et COLAS (B.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 407. Westview Press, Boulder.
- LORENZ (K.) (1935), *J. Orn. Lpz.*, 83, 137-214.
- LUBBOCK (J.) (1894), *Ants, Bees and Wasps*, Appleton and Co, New York, 448 p.
- LÜSCHER (M.) (1976), In : LÜSCHER (M.) (ed.), *Phase and Caste Determination in Insects ; Endocrine Aspects*, Pergamon Press, Oxford et N.Y., 130 p.
- MABELIS (A.A.) (1979), *Nether. J. Zool.*, 29, 451-620.
- MacCONNEL (J.G.), BLUM (M.S.) et FALES (H.M.) (1971), *Tetrahedron*, 26, 1129-1139.
- MALICKY (H.) (1970), *J. Lepid. Soc.*, 24, 190-202.
- MAMSCH (E.) (1965), *Naturwissenschaften*, 52, 168-169.
- MAMSCH (E.) (1967), *Z. vergl. Physiol.*, 55, 1-25.
- MAMSCH (E.) et BIER (K.) (1966), *Insectes soc.*, 13, 277-284.
- MARIKOVSKY (P.) (1963), *Insectes soc.*, 10, 119-128.
- MARIKOVSKY (P.) (1974), *Insectes soc.*, 21, 301-308.
- MARKIN (G.P.) (1968), *J. Kans. ent. Soc.*, 41, 511-516.
- MARKIN (G.P.) (1970), *Insectes soc.*, 17, 127-157.
- MARKIN (G.P.), COLLINS (H.L.) et DILLIER (J.H.) (1972), *Ann. ent. Soc. Am.*, 65, 1053-1058.
- MARKIN (G.P.), DILLIER (J.H.) et COLLINS (H.L.) (1973), *Ann. ent. Soc. Am.*, 66, 803-808.
- MARKL (H.) (1963), *Nature, Lond.*, 198, 173-175.
- MARKL (H.) (1964), *Z. vergl. Physiol.*, 48, 552-586.
- MARKL (H.) (1967), *Z. vergl. Physiol.*, 57, 299-330.
- MARKL (H.) (1968), *Z. vergl. Physiol.*, 60, 103-150.
- MARKL (H.) (1970), *Z. vergl. Physiol.*, 69, 6-37.
- MARKL (H.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 258-265.
- MARKL (H.) et FUCHS (S.) (1972), *Z. vergl. Physiol.*, 76, 204-225.
- MARKL (H.) et HÖLLDOBLER (B.) (1978), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 183-216.
- MARKL (H.), HÖLLDOBLER (B.) et HÖLLDOBLER (T.) (1977), *Insectes soc.*, 24, 191-212.
- MARTIN (N.M.) (1974), *Acc. Chem. Res.*, 7, 1-5.
- MARTIN (N.M.), BOYD (N.D.), GIESELMANN (M.J.) et SILVER (R.G.) (1975), *J. Insect Physiol.*, 21, 1887-1892.
- MARTIN (N.M.), CARMAN (R.M.) et MacCONNEL (J.G.) (1969), *Ann. ent. Soc. Am.*, 62, 11-13.
- MARTIN (N.M.), GIESELMANN (M.J.) et MARTIN (J.S.) (1973), *J. Insect Physiol.*, 19, 1409-1416.
- MARTIN (N.M.) et MARTIN (J.S.) (1970), *J. Insect Physiol.*, 16, 109-119.
- MARTIN (N.M.) et WEBER (N.A.) (1969), *Ann. ent. Soc. Am.*, 62, 1386-1387.
- MASCHWITZ (U.) (1964), *Z. vergl. Physiol.*, 47, 596-655.
- MASCHWITZ (U.) (1966), In : *Vitamins and Hormones*, 267-330, Acad. Press, New York.
- MASCHWITZ (U.) (1981), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 79-81.

- MASCHWITZ (U.), HÖLLDOBLER (B.) et MÖGLICH (M.) (1974), *Z. Tierpsych.*, 35, 113-123.
- MASCHWITZ (U.) et KLOFT (W.) (1971), In : BÜCHERL (W.) et BUCKLEY (ed.), *Venimous Animals and their Venoms*, vol. 3, 1-60, Acad. Press, New York.
- MASCHWITZ (U.) et SCHÖNEGGE (P.) (1977), *Naturwissenschaften*, 64, 589-590.
- MAYR (E.) (1963), *Animals Species and Evolution*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 797 p.
- McCOOK (H.) (1882), *The Honey Ants of the Garden of the Gods and the Occident Ants of the American Plains*. Lippincott (J.B.) and Co, Philadelphia, 188 p.
- McGURK (D.J.), FROST (J.), EISENBRAU (E.J.), VICK (K.), DREW (W.A.) et YOUNG (J.) (1966), *J. Insect Physiol.*, 12, 1435-1441.
- MENOZZI (C.) (1930), *Misc. Zool. Sumatrana*, 47, 1-5.
- MENZEL (R.) et WEHNER (R.) (1970), *Z. vergl. Physiol.*, 68, 446-449.
- MEUDEEC (M.) (1977), *Insectes soc.*, 24, 345-352.
- MEUDEEC (M.) (1978), *Behav. Processes*, 3, 199-209.
- MEUDEEC (M.) (1979), *Comportement d'émigration chez la Fourmi Tapinoma erraticum (Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale*. Thèse, Université de Tours, 204 p.
- MEUDEEC (M.) et LENOIR (A.) (1982), *Anim. Behav.*, 30, 284-292.
- MEYER (G.F.) (1955), *Insectes soc.*, 2, 164-171.
- MEYER (J.A.) (1969), *Insectes soc.*, 16, 27-38.
- MICHENER (C.D.) (1974), *The Social Behavior of the Bees : a Comparative Study*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 404 p.
- MINTZER (A.) (1979), *Insectes soc.*, 26, 364-372.
- MIRENDA (J.T.), EAKINS (D.G.), GRAVELLA (K.) et TOPOFF (H.R.) (1980), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 119-127.
- MIRENDA (J.T.), EAKINS (D.G.) et TOPOFF (H.R.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 308-331.
- MIRENDA (J.T.) et TOPOFF (H.R.) (1980), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 129-135.
- MIRENDA (J.T.) et VINSON (S.B.) (1981), *Anim. Behav.*, 29, 410-420.
- MOELLER (A.) (1893), *Bot. Mitt. Trop.*, 6, 1-127.
- MÖGLICH (M.) (1978), *Insectes soc.*, 25, 205-225.
- MÖGLICH (M.) (1979), *J. Chem. Ecol.*, 5, 35-52.
- MÖGLICH (M.) et ALPERT (G.D.) (1979), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6, 105-113.
- MÖGLICH (M.) et HÖLLDOBLER (B.) (1974), *Psyche, Camb.*, 81, 219-236.
- MÖGLICH (M.) et HÖLLDOBLER (B.) (1975), *J. comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- MÖGLICH (M.), MASCHWITZ (U.) et HÖLLDOBLER (B.) (1974), *Science, N.Y.*, 186, 1046-1047.
- MONTAGNER (H.) (1966), *Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les guêpes du genre Vespa*. Thèse, Université de Nancy, 143 p.
- MONTAGNER (H.) (1980), *Biol. Ecol. méditer.*, 7, 143-148.
- MONTAGNER (H.) et PAIN (J.) (1971), *Insectes soc.*, 18, 177-192.
- MORGAN (E.D.), INWOOD (M.R.) et CAMMAERTS (M.C.) (1978), *Physiol. Ent.*, 3, 107-114.
- MORGAN (E.D.), TYLER (R.C.) et CAMMAERTS (M.C.) (1977), *J. Insect Physiol.*, 23, 511-515.
- MORGAN (E.D.) et WADHAMS (L.J.) (1972), *J. Insect Physiol.*, 18, 1125-1135.
- MOSER (J.C.) et BLUM (M.S.) (1963), *Science, N.Y.*, 140, 1228.
- MÜHLENBERG (M.) et MASCHWITZ (U.) (1973), *Encycl. Cin. Göttingen*.
- MÜLLER (P.W.) (1818), *German's Mag. Ent.*, 3, 69-112.

- NAKAO (S.I.) (1973), *Mushi*, 47, 19-29.
- NIELSEN (M.G.) (1974), *Natur. Jutland.*, 17, 93-95.
- OEKLAND (F.) (1930), *Biol. Zbl.*, 50, 449-459.
- OSMAN (M.F.) et BRANDER (J.) (1961), *Z. Naturf.*, 16b, 749-753.
- OTTO (D.) (1958), *Wiss. Abh.*, 50, 1-166.
- OTTO (D.) (1960), *Dt. ent. Z.*, 7, 1-9.
- PAIN (J.) (1954), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 239, 1869-1870.
- PAIN (J.) (1961), *Sur la phéromone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques*. Thèse, Université de Paris, 103 p.
- PARRY (K.) et MORGAN (E.D.) (1979), *Physiol. Ent.*, 4, 161-189.
- PASSERA (L.) (1964), *Insectes soc.*, 11, 59-70.
- PASSERA (L.) (1965), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 260, 6979-6981.
- PASSERA (L.) (1966), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 263, 1095-1098.
- PASSERA (L.) (1968), *Insectes soc.*, 15, 327-336.
- PASSERA (L.) (1969 a), *Annls Sci. nat. Zool. Biol. anim.*, 12^e série, 11, 327-481.
- PASSERA (L.) (1969 b), *Proc. 6th Int. Congr. IUSSI*, Bern, 233-238.
- PASSERA (L.) (1969 c), *Insectes soc.*, 16, 179-194.
- PASSERA (L.) (1972), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 275, 409-411, 2013-2016.
- PASSERA (L.) (1973), *Proc. 7th Int. Congr. IUSSI*, London, 305-309.
- PASSERA (L.) (1974 a), *Insectes soc.*, 21, 71-86.
- PASSERA (L.) (1974 b), In : SCHMIDT (G.H.) (ed.), *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, 513-531. Wiss. Verlagsges., Stuttgart.
- PASSERA (L.) (1975), *Année biol.*, 14, 227-259.
- PASSERA (L.) (1976), *Insectes soc.*, 23, 559-575.
- PASSERA (L.) (1977 a), *Insectes soc.*, 24, 131-146.
- PASSERA (L.) (1977 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 285, 1447-1449.
- PASSERA (L.) (1978 a), *Insectes soc.*, 25, 117-126.
- PASSERA (L.) (1978 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 286, 1507-1509.
- PASSERA (L.) (1980), *Insectes soc.*, 27, 79-95, 212-225.
- PASSERA (L.), BITSCH (J.) et BRESSAC (C.) (1968), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 266, 2270-2272.
- PASSERA (L.) et SUZZONI (J.P.) (1978), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 287, 1231-1233.
- PASSERA (L.) et SUZZONI (J.P.) (1979 a), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 289, 1315-1318.
- PASSERA (L.) et SUZZONI (J.P.) (1979 b), *Insectes soc.*, 26, 343-353.
- PASSERA (L.), SUZZONI (J.P.) et GRIMAL (A.) (1978), *Bull. biol. Fr. Belg.*, 62, 3-12.
- PASTEELS (J.M.) (1977), *Proc. 15th Int. Congr. Ent.*, 281-293.
- PASTEELS (J.M.) (1980), *Biol. Ecol. méditer.*, 7, 137-142.
- PASTEELS (J.M.), CREWE (R.M.) et BLUM (M.S.) (1970), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 271, 835-838.
- PASTEELS (J.M.) et VERHAEGUE (J.C.) (1980), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Lausanne, 79-85.
- PASTEELS (J.M.), VERHAEGUE (J.C.), OTTINGER (R.), BRAEKMAN (J.C.) et DALOZE (D.) (1981), *Insect Biochem.*, 11, 675-678.

- PAVAN (M.) (1955), *Natura*, Milano, 46, 135-145.
- PAVAN (M.) (1959), *Collana Verde*, 4, 1-79.
- PAVAN (M.) et RONCHETTI (G.) (1955), *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, 44, 379-477.
- PAVAN (M.) et TRAVE (R.) (1958), *Insectes soc.*, 5, 299-307.
- PAYNE (T.L.), BLUM (M.S.) et DUFFIELD (R.M.) (1973), *Ann. ent. Soc. Am.*, 68, 385-386.
- PEETERS (C.P.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects* 220-221. Westview Press, Boulder.
- PÉRU (L.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 104-107.
- PETERSEN-BRAUN (M.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 269-292.
- PETERSEN-BRAUN (M.) (1977 a), *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 211-212.
- PETERSEN-BRAUN (M.) (1977 b), *Insectes soc.*, 24, 303-318.
- PHILLIPS (S.A.) et VINSON (S.B.) (1980), *J. Ga. ent. Soc.*, 15, 215-226.
- PLATEAUX (L.) (1970), *Annls Sci. nat. Zool.*, 12^e série, 12, 373-478.
- PLATEAUX (L.) (1971), *Annls Sci. nat. Zool.*, 12^e série, 13, 1-90.
- PLATEAUX (L.) (1972), *Annls Sci. nat. Zool.*, 12^e série, 14, 203-220.
- PLATEAUX-QUÉNU (C.) (1961), *Année biol.*, 37, 177-216.
- POLDI (B.) (1961), *Proc. 4th Int. Congr. IUSSI*, Pavia, 132-199.
- POLDI (B.) (1965), *Proc. 5th Int. Congr. IUSSI*, Toulouse, 323-329.
- PORTER (S.D.) et BOWERS (M.A.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 254. Westview Press, Boulder.
- PRADO (L.) (1978), *L'orientation chez Atta sexdens*. Thèse 3^e cycle, Université René-Descartes, Paris.
- PRESCOTT (H.W.) (1973), *Entomologist's mon. Mag.*, 109, 1307-1309.
- PRICER (J.L.) (1908), *Biol. Bull.*, 14, 177-218.
- PROVOST (E.) (1978), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Besançon, 72-73.
- QUILICO (A.), GRUNAUGER (P.) et PAVAN (M.) (1960), *Proc. 11th Int. Congr. Ent.*, Wien, 3, 66-68.
- QUILICO (A.), PIOZZI (F.) et PAVAN (M.) (1957), *Tetrahedron*, 1, 177-185.
- QUINLAN (R.J.) et CHERRETT (J.M.) (1979), *Ecol. Ent.*, 4, 151-160.
- RABAUD (E.) (1929), *Phénomène social et sociétés animales*, Bibl. Philos. contempor., Paris, 321 p.
- RAIGNIER (A.) (1933), *Ciencs naturais Lisbon*, 2, 51-82.
- RAIGNIER (A.) (1959), *Belg. outremer*, 288, 155-159.
- RAIGNIER (A.) (1972), *Insectes soc.*, 19, 153-170.
- RÉAUMUR (R. de) (1742), *Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes*. Imprimerie Royale, Paris, 608 p.
- REGNIER (F.E.) et LAW (J.H.) (1968), *J. Lipid Res.*, 9, 541-551.
- REGNIER (F.E.) et WILSON (E.O.) (1968), *J. Insect Physiol.*, 14, 955-970.
- REGNIER (F.E.) et WILSON (E.O.) (1969), *J. Insect Physiol.*, 15, 893-898.
- REGNIER (F.E.) et WILSON (E.O.) (1971), *Science, N. Y.*, 172, 267-269.
- RETTEMEYER (C.W.) (1963), *Kans. Univ. Sci. Bul.*, 44, 281-465.
- RILEY (R.G.) et SILVERSTEIN (R.M.) (1974), *Tetrahedron*, 30, 1171-1174.
- RILEY (R.G.), SILVERSTEIN (R.M.), CAROLL (B.) et CAROLL (R.) (1974), *J. Insect Physiol.*, 20, 651.
- RISSING (S.W.) (1981), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 149-152.

- RISSING (S.W.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 37. Westview Press, Boulder.
- RITTER (F.J.), BRÜGGEMANN (I.E.), ROTGANS (P.E.), VERKUIL (E.) et PERSOONS (C.J.) (1975), In : NOIROT (Ch.), HOWSE (P.E.) et LE MASNE (G.) (ed.), *Pheromones and Defensive Secretions in Social Insects, Symp. IUSSI*, Dijon, 99-103.
- RITTER (F.J.), BRÜGGEMANN (I.E.), ROTGANS (P.E.), VERWIEL (P.), TALMAN (E.), STEIN (F.), LA BRIJN (J.) et PERSOONS (C.J.) (1977), *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 41-43.
- RITTER (F.J.), BRÜGGEMANN (I.E.), VERWIEL (P.), TALMAN (E.), STEIN (F.) et PERSOONS (C.J.) (1981), In : *Regulation of Insect Development and Behaviour*, vol. 2, 872-882, Karpacz, Poland, Techn. Univ. of Wrocław.
- RITTER (F.J.), ROTGANS (P.E.), TALMAN (E.), VERWEIL (P.) et STEIN (F.) (1973), *Experientia*, 29, 530-531.
- ROBERTSON (P.L.) (1971), *J. Insect Physiol.*, 17, 691-715.
- ROBERTSON (P.L.), DUDZINSKI (M.L.) et ORTON (C.J.) (1980), *Anim. Behav.*, 28, 1255-1273.
- ROBINSON (S.W.) et CHERRETT (J.M.) (1974), *Bull. ent. Res.*, 63, 519-529.
- ROSENGREN (R.) (1971), *Acta zool. fenn.*, 133, 1-105.
- ROSENGREN (R.) (1977 a), *Acta zool. fenn.*, 149, 1-30.
- ROSENGREN (R.) (1977 b), *Acta zool. fenn.*, 150, 1-30.
- ROSENGREN (R.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 43. Westview Press, Boulder.
- ROSENGREN (R.) et PAMILO (P.) (1976), *Proc. 2th IUSSI Symposium*, Warsaw, 57-66.
- ROUBAUD (E.) (1916), *Annls Sci. nat.*, 10, 1-160.
- RUFFIÉ (J.) (1976), *De la Biologie à la Culture*, Flammarion, Paris, 594 p.
- SABBAGH-TOHMÉ (H.) (1977), *Ecologie et biologie de la reproduction de la Fourmi Acantholepis frauenfeldi Mayr (Hymenoptera, Formicoïda, Formicinae)*. Thèse, Université de Toulouse, 275 p.
- SANTSCHI (F.) (1911), *Revue suisse Zool.*, 19, 303-338.
- SANTSCHI (F.) (1919), *Boln. R. Soc. esp. Hist. nat.*, 19, 241-248.
- SANTSCHI (F.) (1920), *Revue Zool. agric. appl.*, 7, 201-224.
- SANTSCHI (F.) (1923), *Mém. Soc. vaud. Sci. nat.*, 1, 137-176.
- SCHENCK (A.) (1852), *Jber. ver. Naturk.*, Nassau, 8, 3-149.
- SCHILDKNECHT (H.) et KOOB (K.) (1970), *Angew. Chem.*, 9, 173.
- SCHILDKNECHT (H.) et KOOB (K.) (1971), *Angew. Chem.*, 10, 124-125.
- SCHIMMER (F.) (1909), *Z. wiss. Zool.*, 93, 409-534.
- SCHLUNEGGER (U.) et LEUTHOLD (R.H.) (1972), *Insect Biochem.*, 2, 150-152.
- SCHMIDT (G.H.) (1969 a), *Proc. 6th Int. Congr. IUSSI*, Bern, 257-261.
- SCHMIDT (G.H.) (1969 b), In : *Proc. 4th Int. Symp. on Pteridines*, Toba (Japon), 399-404.
- SCHMIDT (G.H.) (1972), *Zool. Anz.*, 189, 159-169.
- SCHMIDT (G.H.) (1974), In : SCHMIDT (G.H.) (ed.), *Sozialpolymorphismus bei insekten*, 404-512. Wiss. Verlagsges, Stuttgart.
- SCHMIDT (G.H.) (1977), *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, Wageningen, 313.
- SCHMIDT (G.H.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 243-247. Westview Press, Boulder.
- SCHMIDT (G.H.) (1984), In ENGELS (W.) et al. (ed.), *Advances et Invertebrates Reproduction*, 3, 634. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.

- SCHMIDT (J.O.) et BLUM (M.S.) (1978), *Comp. Biochem. Physiol.*, 61, 239-247.
- SCHMIDTZ (E.), SONNENSCHNEIN (H.) et BERNDT (K.) (1981), In : *Regulation of Insect Development and Behaviour*, vol. 2, 919, Karpacz, Poland, Techn. Univ. of Wroclaw.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1929), *Comp. Psychol. Monogr.*, 6, n° 4.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1933), *J. comp. Psychol.*, 15, 267-299.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1934 a), *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 20, 316-321.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1934 b), *J. Comp. Psychol.*, 17, 303-328.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1938), *J. Comp. Psychol.*, 25, 51-90.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1941), *J. Comp. Psychol.*, 32, 41-82.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1943), *J. Comp. Psychol.*, 34, 149-176.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1944), *Proc. Am. phil. Soc.*, 87, 438-457.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1946), *J. abnorm. soc. Psychol.*, 41, 385-402.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1947), *Am. Mus. Novit.*, 1336, 1-20.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1948), *Zoologica*, N.Y., 33, 89-112.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1949), *Bull. Am. Mus. nat. hist.*, 94, 7-81.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1954), In : ARONSON (L.R.), TOBACH (E.), LEHRMANN (D.S.) et ROSENBLATT (J.S.) (ed.), *Selected Writings of T.C. SCHNEIRLA*, Freeman and Co., San Francisco, 1032 p.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1956), *Rep. Smithson, Instn.*, 1955, 379-406.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1957 a), *Proc. Am. phil. Soc.*, 101, 106-133.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1957 b), *Insectes soc.*, 4, 259-298.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1958), *Insectes soc.*, 5, 215-255.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1963), *Anim. Behav.*, 11, 583-595.
- SCHNEIRLA (T.C.) (1971), In : TOPOFF (H.R.) (ed.), *Army Ants*, Freeman and Co., San Francisco, 349 p.
- SCHNEIRLA (T.C.) et BROWN (R.Z.) (1950), *Bull. Am. Mus. natur. Hist.*, 95, 263-354.
- SCHNEIRLA (T.C.), BROWN (R.Z.) et BROWN (F.C.) (1954), *Ecol. Monogr.*, 24, 269-296.
- SHARP (D.) (1893), *Trans. ent. Soc. London*, 199-213.
- SMEETON (L.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 263-278.
- SMITH (I.C.) et PEACOCK (A.D.) (1957), *Proc. R. Soc. Edimb.*, B, 66, 235-261.
- SMITH (J.D.) et SMITH (E.B.) (1971), *Arch. Dermatol.*, 103, 438-441.
- SORENSEN (A.A.), MIRENDA (J.T.) et VINSON (S.B.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 383-394.
- SPANGLER (H.G.) (1974), *Ann. ent. Soc. Am.*, 67, 458-460.
- STÄRCKE (A.) (1944), *Ent. Ber. Amst.*, 11, 153-158.
- STRADLING (D.J.) (1978), *J. Anim. Ecol.*, 47, 173-188.
- STUART (R.J.) (1981), *Psyche, Camb.*, 88, 331-334.
- STUMPER (R.) (1949), *Bull. Soc. Nat. luxemb.*, 43, 242-248.
- STUMPER (R.) (1950), *Bull. biol. Fr. Belg.*, 84, 376-399.
- STUMPER (R.) (1956), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 242, 2487-2489.
- STUMPER (R.) (1961), *Naturwissenschaften*, 48, 735-736.
- STUMPER (R.) et KUTTER (H.) (1951), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 233, 883-885.
- STUMPER (R.) et KUTTER (H.) (1952), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 234, 1482-1485.
- SUDD (J.H.) (1957), *Nature, Lond.*, 179, 431-432.
- SUDD (J.H.) (1960), *Anim. Behav.*, 8, 67-75.
- SUDD (J.H.) (1967), *An Introduction to the Behaviour of Ants*, Arnold Ltd, London, 200 p.
- SUDD (J.H.) (1972), *Insectes soc.*, 19, 243-250.

- SUZZONI (J.P.) (1983), *Le polymorphisme et son déterminisme chez deux espèces de Fourmis : Plagiolepis pygmaea. Latr. (Formicinae) et Pheidole pallidula (Nyl.) (Myrmicinae). Rôle des hormones du développement.* Thèse, Université de Toulouse, 420 p.
- SUZZONI (J.P.) et GAGNIANT (H.) (1975), *Insectes soc.*, 22, 83-92.
- SUZZONI (J.P.) et PASSERA (L.) (1978), *Assemblée gén. Section française, UIEIS*, Besançon, 76-78.
- SUZZONI (J.P.), PASSERA (L.) et STRAMBI (A.) (1980), *Experientia*, 36, 1228-1229.
- SUZZONI (J.P.), PASSERA (L.) et STRAMBI (A.) (1982), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Barcelone 147-156.
- SZLEP-FESSEL (R.) (1970), *Insectes soc.*, 17, 233-244.
- SZLEP-FESSEL (R.) et JACOBI (T.) (1967), *Insectes soc.*, 14, 25-40.
- TALBOT (M.) (1943), *Ecology*, 24, 31-44.
- TALBOT (M.) (1957), *Ecology*, 38, 449-456.
- TALBOT (M.) (1967), *Psyche, Camb.*, 74, 299-313.
- TALBOT (M.) (1976), *Psyche, Camb.*, 83, 282-288.
- TANAKA (T.) et ONO (Y.) (1978), *Jap. J. Ecol.*, 28, 49-58.
- TAYLOR (R.W.) (1978), *Science, N.Y.*, 201, 979-985.
- TELES da SILVA (M.) (1977 a), *Anim. Behav.*, 25, 910-923.
- TELES da SILVA (M.) (1977 b), *Bolm. Zool. Univ. S Paulo*, 2, 107-127.
- TELES da SILVA (M.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 243-267.
- TERRON (G.) (1970), *Recherches morphologiques et biologiques sur Tetraponera anthracina Santschi et sur son parasite social temporaire Tetraponera ledouxi Terron (Hym. Formicidae, Promyrmicinae).* Thèse, Université de Toulouse, 313 p.
- TERRON (G.) (1972), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 274, 1516-1517.
- THOMAS (L.) (1980), *La méduse et l'escargot*, P. Belfond, Paris, 234 p.
- TOHMÉ (G.) (1972), *Ecologie, biologie de la reproduction et éthologie de Messor ebeninus (Forel) (Hym. Formicoidea, Myrmicidae).* Thèse, Université de Toulouse, 336 p.
- TOPOFF (H.) (1971), *Am. Nat.*, 105, 529-548.
- TOPOFF (H.) (1972), *Scientific Am.*, 227 (11), 71-79.
- TOPOFF (H.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.), EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 98-102. Westview Press, Boulder.
- TOPOFF (H.) et LAMON (B.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 292-293. Westview Press, Boulder.
- TOPOFF (H.), LAWSON (K.) et RICHARDS (P.) (1973), *Ann. ent. Soc. Am.*, 66, 109-111.
- TOPOFF (H.) et MIRENDA (J.) (1980 a), *Science, N.Y.*, 207, 1099-1100.
- TOPOFF (H.) et MIRENDA (J.) (1980 b), *Anim. Behav.*, 28, 1040-1045.
- TOPOFF (H.), ROTHSTEIN (A.), PUJDAK (S.) et DAHLSTROM (T.) (1981), *Psyche, Camb.*, 88, 151-161.
- TORGERSON (R.L.) et AKRE (R.D.) (1970), *J. Kans. ent. Soc.*, 43, 395-404.
- TOROSSIEN (C.) (1959), *Insectes soc.*, 6, 369-374.
- TOROSSIEN (C.) (1966), *Recherches sur la biologie et l'éthologie de Dolichoderus quadripunctatus (L.) (Hym. Formicoidea-Dolichoderidae).* Thèse, Université de Toulouse, 276 p.
- TOROSSIEN (C.) (1977), *Bull. Ecol.*, 8, 333-348.
- TOROSSIEN (C.) (1978), *Bull. Soc. Hist. nat.*, Toulouse, 114, 207-211.
- TOROSSIEN (C.) (1979 a), *Bull. SROP*, II-3, 263-284.
- TOROSSIEN (C.) (1979 b), *Insectes soc.*, 26, 295-299.

- TOROSSIAN (C.) (1980), *Bull. Soc. Hist. nat.*, Toulouse, 116, 207-211.
- TRANIELLO (J.F.) (1977), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
- TRANIELLO (J.F.) (1980), *Naturwissenschaften*, 67, 361-362.
- TRANIELLO (J.F.) et JAYASURIYA (A.K.) (1982), *J. Chem. Ecol.* (sous presse).
- TRAVE (R.) et PAVAN (M.) (1956), *Chimica ind. appl.*, 38, 1015-1019.
- TRICOT (M.C.), PASTEELS (J.M.) et TURSCH (B.) (1972), *J. Insect. Physiol.*, 18, 499-509.
- TRIVERS (R.L.) et HARE (H.) (1976), *Science, N.Y.*, 191, 249-263.
- TROISI (S.J.) et RIDDIFORD (L.M.) (1974), *Environ. Entomol.*, 3, 112-116.
- TUMLINSON (J.H.), SILVERSTEIN (R.M.), MOSER (J.C.), BROWNLEE (R.G.) et RUTH (J.M.) (1971), *Nature, Lond.*, 234, 348-349.
- VANDEL (A.) (1927), *Bull. biol. Fr. Belg.*, 61, 38-47.
- VANDER MEER (R.K.), GLANCEY (B.M.), LOFGREN (C.S.), GLOVER (A.), TUMLINSON (J.H.) et ROCCA (J.) (1981), *Ann. ent. Soc. Am.*, 73, 609-612.
- van VORHIS KEY (S.E.) et BAKER (T.C.) (1982), *J. Chem. Ecol.*, 8, 3-14.
- VERHAEGUE (J.C.) (1977), *Proc. 8th Int. Congr. IUSSEI*, Wageningen, 67-68.
- VERHAEGUE (J.C.) (1982), *Insectes soc.*, 29, 67-85.
- VERLAINE (L.) (1931 a), *Mém. Soc. ent. belg.*, 23, 191-222.
- VERLAINE (L.) (1931 b), *Bull. Annl. soc. r. ent. Belg.*, 71, 123-130.
- VERRON (H.) (1974 a), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 278, 2361-2363.
- VERRON (H.) (1974 b), *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, D, 279, 1389-1391.
- VERRON (H.) (1977), *C. r. hebd. Séanc. Sci.*, Paris, D, 285, 419-421.
- VERRON (H.) (1980), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Lausanne, 101-106.
- VERRON (H.) (1981), *Assemblée gén. Section française UIEIS*, Toulouse, 129-130.
- VINSON (S.B.) PHILLIPS (S.A.) et WILLIAMS (H.J.) (1980), *J. Insect Physiol.*, 26, 645-650.
- VINSON (S.B.) et ROBEAU (R.M.) (1974), *J. econ. Ent.*, 67, 584-587.
- VOWLES (D.M.) (1954), *J. exp. Biol.*, 31, 341-375.
- VOWLES (D.M.) (1964), *J. comp. Physiol. Psychol.*, 58, 105-111.
- VROEY (C. de) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 330. Westview Press, Boulder.
- WALLER (D.) (1982), In : BREED (M.D.), MICHENER (C.D.) et EVANS (H.E.) (ed.), *The Biology of Social Insects*, 256. Westview Press, Boulder.
- WALSH (J.P.) et TSCHINKEL (W.R.) (1974), *Anim. Behav.*, 22, 695-704.
- WASMANN (E.) (1891), *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen*. Aschendorffschen Buch-druckerei, Münster, 262 p.
- WASMANN (E.) (1899), *Zool. Stuttgart*, 26, 1-133.
- WASMANN (E.) (1901), *Allg. Z. Ent.*, 6, 19-21, 41-43.
- WASMANN (E.) (1903), *Biol. Zbl.*, 23, 63-72, 195-207, 232-248, 261-276, 298-310.
- WASMANN (E.) (1908), *Biol. Zbl.*, 28, 257-271, 289-306, 323-333, 353-382, 417-441.
- WASMANN (E.) (1909), *Biol. Zbl.*, 29, 587-619, 651-683.
- WASMANN (E.) (1915 a), *Z. wiss. Zool.*, 114, 233-402.
- WASMANN (E.) (1915 b), *Ent. Mitt.*, 4, 279-288.
- WASMANN (E.) (1920), *Shaxel's Abhandl. zur. theoret. Biol.*, 17, 176 p.
- WATKINS (J.F.) (1964), *J. Kans. ent. Soc.*, 37, 22-28.
- WATKINS (J.F.) et COLE (T.W.) (1966), *Tex. J. Sci.*, 18, 254-265.

- WATKINS (J.F.), COLE (T.W.) et BALDRIDGE (R.S.) (1967), *J. Kans. ent. Soc.*, 40, 146-151.
- WAY (M.J.) (1954), *Bull. ent. Res.*, 45, 93-112.
- WEBER (N.A.) (1946), *Ann. ent. Soc. Am.*, 39, 7-10.
- WEBER (N.A.) (1949), *Ecology*, 30, 397-400.
- WEBER (N.A.) (1956), *Anat. Rec.*, 125, 604-605.
- WEBER (N.A.) (1959), *Ent. News*, 70, 85-90.
- WEBER (N.A.) (1966), *Science, N.Y.*, 153, 587-604.
- WEBER (N.A.) (1972), *Mem. Am. philo. Soc.*, 92, 1-146.
- WEBER (N.A.) (1975), *Ann. ent. Soc. Am.*, 69, 815-819.
- WEBER (N.A.) (1979), In : BATRA (L.R.) (ed.), *Insect-Fungus Symbiosis*, 77-116, Wiley (J.) and Sons Ltd, Chischester.
- WEHNER (R.) et DUELLI (P.) (1971), *Experientia*, 27, 1364-1366.
- WEHNER (R.) et FLATT (I.) (1972), In : WEHNER (R.) (ed.), *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods*, 295, Springer, Berlin.
- WHENER (R.), HERRLING (P.L.) et FLATT (I.) (1970), *Annls Inst. natn. Rech. agron. Tunisie*, 43, 3-26.
- WHENER (R.) et LUTZ (P.) (1969), *Natur u. Museum*, 99, 177-190.
- WHENER (R.) et MENZEL (R.) (1969), *Science, N.Y.*, 164, 192-194.
- WEIR (J.S.) (1958 a et b), *Insectes soc.*, 5, 97-127, 315-339.
- WEISS (B.A.) et SCHNEIRLA (T.C.) (1967), *Behaviour*, 28, 269-279.
- WELLENSTEIN (G.) (1952), *Z. PflKrankk. PflPath. PflSchutz*, 59, 430-451.
- WELLENSTEIN (G.) (1953), *Mitt. biol. Reichsanst. Ld-u Forstw.*, 75, 125-136.
- WELLENSTEIN (G.) (1954), *Beitr. Ent.*, 4, 117-138.
- WELLENSTEIN (G.) (1957), *Z. angew. Ent.*, 41, 368-384.
- WENGRIS (J.) (1948), *Stud. Soc. sci. toru.*, section E, 1, 1-79.
- WESSON (L.G.) (1936), *Ent. News*, 47, 171-174.
- WESSON (L.G.) (1939), *Trans. Am. ent. Soc.*, 65, 97-122.
- WESSON (L.G.) (1940), *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, 35, 73-83.
- WEYER (F.) (1928), *Z. wiss. Zool.*, 131, 345-501.
- WHEELER (D.E.) et NIJHOUT (H.F.) (1981 a), *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 10, 131-139.
- WHEELER (D.E.) et NIJHOUT (H.F.) (1981 b), *Science, N.Y.*, 213, 361-363.
- WHEELER (J.W.) et BLUM (M.S.) (1973), *Science, N.Y.*, 182, 501-503.
- WHEELER (J.W.), EVANS (S.L.), BLUM (M.S.) et TORGERSO (R.L.) (1975), *Science, N.Y.*, 187, 254-255.
- WHEELER (W.M.) (1901), *Am. Nat.*, 35, 877-886.
- WHEELER (W.M.) (1910), *Ants, their Structure, Development and Behavior*, Columbia Univ. Press, New York, 663 p.
- WHEELER (W.M.) (1918), *Proc. Am. phil. Soc.*, 57, 293-343.
- WHEELER (W.M.) (1926), *Les sociétés d'Insectes. Leur origine, leur évolution*. G. Douin, Paris, 468 p.
- WHITFORD (W.G.), DEPREES (D.J.), HAMILTON (P.) et ETTERS HANK (G.) (1981), *Am. Midl. Nat.*, 105, 159-167.
- WILLIAMS (D.F.), LOFGREN (C.S.) et VANDER MEER (R.K.) (1981), *Fla. Ent.*, 64, 545-547.
- WILLIAMS (H.J.), STRAND (M.R.) et VINSON (S.B.) (1981), *Experientia*, 37, 1159-1160.
- WILSON (E.O.) (1953 a), *Ann. Soc. ent. Am.*, 46, 479-495.

- WILSON (E.O.) (1953 b), *Quart. Rev. Biol.*, 28, 136-156.
- WILSON (E.O.) (1958 a), *Evolution*, 12, 24-31.
- WILSON (E.O.) (1958 b), *Psyche, Camb.*, 65, 41-51.
- WILSON (E.O.) (1959), *Science, N.Y.*, 129, 643-644.
- WILSON (E.O.) (1962 a), *Anim. Behav.*, 10, 134-164.
- WILSON (E.O.) (1962 b), *Bull. Mus. comp. Zool.*, 127, 403-421.
- WILSON (E.O.) (1963), *A. Rev. Ent.*, 8, 345-368.
- WILSON (E.O.) (1965 a), *Psyche, Camb.*, 72, 2-7.
- WILSON (E.O.) (1965 b), *Science, N.Y.*, 149, 1064-1071.
- WILSON (E.O.) (1970), In : *Chemical Ecology*, Acad. Press, New York, 133-155.
- WILSON (E.O.) (1971), *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 548 p.
- WILSON (E.O.) (1974), *Psyche, Camb.*, 81, 182-188.
- WILSON (E.O.) (1975 a), *Scient. Am.*, 232, 32-36.
- WILSON (E.O.) (1975 b), *Science, N.Y.*, 190, 798-800.
- WILSON (E.O.) (1975 c), *Evolution*, 29, 108-119.
- WILSON (E.O.), (1975 d), *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 697 p.
- WILSON (E.O.) (1976 a), *Anim. Behav.* 24, 354-363.
- WILSON (E.O.) (1976 b), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 63-81.
- WILSON (E.O.) (1976 c), *Psyche, Camb.*, 83, 277-281.
- WILSON (E.O.) (1978), *J. Kans. ent. Soc.*, 51, 615-636.
- WILSON (E.O.) (1980 a), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 143-156.
- WILSON (E.O.) (1980 b), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 157-165.
- WILSON (E.O.) et BROWN (W.L. Jr.) (1956), *Insectes soc.*, 3, 439-454.
- WILSON (E.O.) et BROWN (W.L. Jr.) (1958), *Ent. News*, 69, 33-38.
- WILSON (E.O.), CARPENTER (F.M.) et BROWN (W.L. Jr.) (1967), *Science, N.Y.*, 157, 1038-1040.
- WILSON (E.O.), DURLACH (N.I.) et ROTH (L.M.) (1958), *Psyche, Camb.*, 65, 108-114.
- WILSON (E.O.) et EISNER (T.) (1957), *Insectes Soc.*, 4, 157-166.
- WILSON (E.O.) et FAGEN (R.M.) (1974), *J.N.Y. ent. Soc.*, 83, 106-112.
- WILSON (E.O.) et PAVAN (M.) (1959), *Psyche, Camb.*, 66, 70-76.
- WILSON (E.O.) et REGNIER (F.E.) (1971), *Am. Nat.*, 105, 279-289.
- WINTER (U.) (1979 a), *Insectes soc.*, 26, 123-135.
- WINTER (U.) (1979 b), *Naturwissenschaften*, 66, 581.
- WOOD (L.A.) et TSCHINKEL (W.R.) (1981), *Insectes soc.*, 28, 117-128.
- WRAY (J.) (1670), *Phil. Trans. R. Soc.*, 2063-2069.
- YENSEN (N.), YENSEN (E.) et YENSEN (D.) (1980), *Ann. ent. Soc. Am.*, 73, 266-269.
- YES'KOV (Y.K.) (1973), *Zool. Zh.*, 52, 709-713.
- ZAHN (M.) (1958), *Zool. Beitr.*, 3, 127-194.
- ZHANTIEV (R.D.) et SULKHANOV (A.V.) (1977), *Zool. Zh.*, 56, 1255-1258.
- ZIMMERMANN (S.) (1934), *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 84, 1-65.
- ZOEBELEIN (G.) (1954), *Z. angew. Ent.*, 36, 358-362.
- ZOEBELEIN (G.) (1956), *Z. angew. Ent.*, 38, 369-416.
- ZOEBELEIN (G.) (1956), *Z. angew. Ent.*, 39, 129-167.

Index des matières

- Acétaldéhyde, 302.
Acétone, 257, 302.
Acide décanoïque, 210.
Acide diméthyl-2,4 heptanoïque, 300.
Acide diméthyl-2,4 hexanoïque, 300.
Acide dodécanoïque, 210.
Acide formique, 158, 282, 289, 292, 301.
Acide heptanoïque, 210.
Acide hexanoïque, 300.
Acide hexénoïque, 210, 300.
Acide nonanoïque, 210.
Acide octanoïque, 210.
Actions bénéfiques des Fourmis, 116, 133.
Actions nuisibles des Fourmis, 9, 10, 108, 119, 149, 283, 284.
Adelphogamie, 101, 106.
ADN-ARN, 61, 62.
Adoption, 251...
 (glande d'), 252.
Âge (action de l'), 167..., 182, 185, 189, 195.
Agrégation (phéromones d'), voir Attraction.
Alarme, 242, 280...
 phéromones d', 96, 157, 159, 214, 288...
Alcanes, 188, 291, 296, 301.
Alcènes, 291, 301.
Alimentation (rôle de l'), 62, 64, 65, 69, 70, 71, 73, 75, 76, 79, 137, 139.
Allomones, 140, 205, 251, 254, 255, 284, 285, 287.
Amorçage (phéromones d'), 206.
Ampoule rectale, 124, 210, 258.
Anale (glande), 210, 211, 212, 261, 286, 287.
Apaisement (glande d'), 252, 255.
Apaisement (phéromones d'), 247, 252, 255.
Appel sexuel, 244, 245, 246.
Apprentissage, 184, 204, 225, 229..., 310, 311.
Approvisionnement, 109..., 139, 143, 144, 163, 165..., 169..., 177..., 190, 191, 199..., 218, 240, 259..., 310.
Arrêt (phéromones d'), 214.
Attraction (phéromones d'), 214, 247, 248, 249, 250, 251, 272, 273, 303.
Bilan énergétique, 116.
Bourse copulatrice, 245.
Butanone, 257, 302.
Butyl-2 octénal-2, 295, 298, 299, 300.
Castes, 12, 17, 18, 32, 59, 155..., 169..., 189..., 313.
Citrал, 291.
Citronellal, 288, 295.
Citronellol, 288, 291.
Cloacale (glande), 212.
Communications
 acoustiques, 140, 237...
 chimiques, 126, 205..., 224..., 240, 241..., 256...
 multicanaux, 306.
 ouvrières/couvain, 249...
 ouvrières/myrmécophiles, 251...
 ouvrières/reine, 247...
 sexuelles, 242...
 tactiles, 241.
Compétition entre espèces, 98, 140..., 218, 256..., 285.
Comportement
 agonistique (voir Défense de la société).
 alimentaire, 170..., 181.
 d'excitation, 297...
 d'invitation (voir Parade motrice)
 nécroporique, 136, 188, 189.
Constructions (activités de), 163, 309.
Copulation, 243, 244, 245, 246.
Couleurs (vision des), 204.
Couvain
 hivernant (voir Hibernation).
 phéromones du, 249, 250, 251.
 voir Soins au.
 voir Transport de.
Cuticulaires (phéromones), 64, 77, 249.
Déclenchement (phéromones de), 206.
Défense de la société, 57..., 98, 140, 141, 156..., 180, 196, 243, 252, 255, 258, 270, 271, 275, 277, 280..., 297..., 309, 312.

- Déménagement (voir Nomadisme).
 Dendrolasine, 288, 291.
 Dialkyl-2,6 pipéridine, 292.
 Diapause, 57, 68, 70, 71, 73.
 Diène, 301.
 Disques imaginaires, 67, 69, 80.
 Dolichodial, 290.
 Dufour (glande de), 96, 97, 157, 195, 207, 208, 212, 214, 217, 227, 243, 245, 248, 257, 263, 270, 271, 272, 273, 289, 290, 291, 295, 300, 301, 302, 303, 304.
 Ecdystéroïdes (voir Hormones de croissance).
 Ecologie, 11, 140, 141.
 Ecomones, 205.
 Effroi (glande d'), 252.
 n-Eicosane, 206.
 Enzymes, 122..., 291, 292.
 Ergatoïdes, 25, 59, 245.
 Esclavagisme, 37, 45, 57, 89..., 289.
 Ethanol, 257, 302.
 Ethogénèse, 311.
 Ethogrammes, 155, 158, 179.
 Exocrines (glandes), 14, 64, 103.
 Excitatrices (phéromones), 94.
 Facteurs climatiques (rôle des), 112, 134, 143, 162, 184, 215, 217, 232, 235, 265.
 Farnésène, 258.
 Fécondité, 41, 42, 193, 194.
 Fidélité (à une tâche, à la piste), 166, 183, 184, 230, 231, 232.
 Fondation des sociétés, 27, 53, 88, 89, 91, 120, 156, 189, 204, 244, 245, 246, 264.
 Fossiles, 12.
 Génétique, déterminisme génétique, gènes, 46..., 59, 85.
 Géotaxie, 202, 203.
 Géraniol, 295.
 Géraniol, 300.
 Graines (récoltes des), 116, 158, 163, 164, 183, 310.
 Guidage (phéromones de), 267, 268.
 Gynécoïdie, 44, 101.
 Haplodiploïdie, 45...
 Hendécane, 288.
 Heptadécane, 258.
 Heptanol-1, 300.
 Heptanone-2, 286, 290.
 Hexadécanol-1, 301.
 Hexadécenal, 211.
 Hexanal, 291, 298, 299, 300.
 Hexanol-1, 290, 295, 298, 299, 300.
 Hibernation, 29, 38, 42, 62, 65, 67..., 76, 224, 230, 231.
 Hiérarchie, 12, 312, 313.
 Histamine, 291.
 Homing, 199...
 Homofarnésène, 258.
 Bis-homofarnésène, 258.
 Homoptères (relations avec les), 111, 114..., 184.
 Hormones de croissance, 81..., 215.
 Hormones juvéniles (voir Hormones de croissance).
 Hyaluronidase, 291, 292.
 Hypsotaxie, 204.
 Imprégnation, 311.
 Indolizine, 213, 292.
 Inhibition royale, 31, 33, 36..., 51, 52, 62..., 70..., 74...
 Inhibitrices (phéromones), 52, 64, 72, 74, 247.
 Interattraction, 11.
 Intercastes, 22..., 104.
 Intestin postérieur, 87, 95, 207, 210, 211, 212, 219, 258, 261, 268, 274.
 Invitation (phéromones d'), 267.
 Iridomyrmécine, 290.
 Jabot social, 146.
 Labiales (glandes), 102, 121, 191.
 Labyrinthe, 310, 311.
 Limonène, 294.
 Longévité des fourmilières, des reines, 10, 11, 63.
 Lumière polarisée (voir Orientation).
 Mâles (origines des), 33..., 36..., 45, 56, 313.
 Mandibulaires (glandes), 70, 72, 78, 189, 242, 243, 245, 261, 267, 271, 282, 283, 285, 287..., 293..., 297..., 302, 303.
 Mandibulaires (phéromones), 140, 242, 243.
 Marquage (techniques de), 166, 168, 170, 172, 175, 178, 230, 231, 232.
 Maxillaires (glandes), 189.
 Mémoire (voir Apprentissage).
 Métapleurales (glandes), 12, 102.
 Métathoraciques (glandes), 125.

- Méthyl-2 heptanone-4, 292.
 Méthyl-4 heptanone, 286.
 Méthyl-4 heptanone-3, 290.
 Méthyl-6 heptène-5 one-2, 286, 290, 292.
 Méthyl-4 hexanol-3, 243.
 Méthyl-4 hexanone-2, 286.
 Méthyl-4 hexanone-3, 243.
 Méthyl-6 méthylsalicylate, 242, 305.
 Méthyl-6 octanone-3, 303.
 Molleine, 242.
 Monogynie, 25, 91.
 Monomorphines, 213, 214.
 Monomorphisme, 19, 167, 177, 178, 185, 188.
 Myrmécophiles, 134, 149, 220, 251..., 309.
 Néral, 295.
 Nérol, 300.
 Newcomer (glande de), 255.
 Nidification, 141..., 180.
 Nomadisme, 131..., 173, 184..., 212, 215..., 220, 264, 265.
 Nonadécane, 258.
 Nonanol-1, 300.
 Nonanone-3, 290, 303.
 Octanol-1, 300.
 Octanol-3, 291, 293, 297, 303.
 Octanone-3, 243, 290, 293, 297, 303, 304.
 OEufs alimentaires, oophagie, 49..., 118, 194.
 Orientation, 95, 199..., 208..., 310, 311.
 anémoménotactique, 204.
 astronomique, 199, 200, 201, 221...
 géoménotaxique, 202, 203.
 ménotaxique, 226, 230.
 phototaxique, 230.
 par rapport à la lumière polarisée, 201, 202.
 par rapport à la pesanteur, 202, 203.
 par rapport aux repères terrestres, 204, 205, 221...
 par rapport au vent, 203, 204.
 Outils (utilisation d'), 140, 141, 151, 164.
 Ovaires, ovarioles, ovogenèse, 19, 22, 24, 35..., 42, 45, 51..., 59..., 65, 67, 136, 189, 193, 245, 248, 249.
 Ouvrières *major* (voir Soldats).
Pars stridens, 238.
 Parthénogenèse
 arrhénotoque, 32, 33, 34, 45..., 313.
 thélytoque, 35.
 Pavan (glande de), 211, 218, 286.
 Pentadécane, 258.
n-Pentadécane, 301.
 Pentadécène, 258.
 Perillène, 291.
 Persistance (des phéromones), 215..., 224, 225.
 Pesanteur (voir Orientation).
 Phéromones, 205..., 255..., 193..., 244, 308, 314.
 Phonatomes, 239.
 β -Pinène, 294.
 Piqûre, 127, 129, 175, 271, 283, 289, 302, 303, 305, 309.
 Piste (phéromones de), 94, 95, 139, 195, 196, 206..., 256, 266..., 286, 292, 300, 309.
 spécificité, 218...
 Poison (glande à), 93, 102, 195, 208, 212, 213, 214, 217, 219, 225, 243, 245, 248, 263..., 274, 279, 282..., 287, 289, 291, 292, 294, 300..., 304.
 Polydomie, 99.
 Polyéthisme, 12, 155..., 300, 308, 313.
 Polygynie, 11, 33, 49, 74, 99, 176, 264.
 Polymorphisme, 17..., 44, 156..., 176, 188, 217, 218, 313...
 Polymorphisme biochimique, 299, 300, 302.
 Polyphénisme, 17, 18, 31.
 Post-pharyngiennes (glandes), 33, 70, 72, 78, 102, 189.
Plectrum, 238.
 Prédation, 111..., 125..., 156, 175, 212, 216, 217, 271, 284, 289, 290, 305.
 Préorientation des œufs, 60...
 Proies (importance numérique des), 10, 113, 114, 116, 117.
 Propagande (phéromones de), 96.
 Protéines, 62, 291, 292.
 Pygidiale (glande) voir Anale (glande).
 Pyrazines, 290.
 Pyrrolidine, 213, 214.
 Radio-isotopes (utilisation), 37, 76, 121, 147, 149, 150, 162, 252.
 Reconnaissance (phéromones de), 73, 74, 88, 245, 249...

- Recrutement, 94, 95, 130, 173, 196, 207, 208, 211, 212, 214, 242, 257, 259..., 303, 304, 309.
 Rectale (glande), 210, 211, 258, 274, 275, 289, 290.
 Régulations sociales, 74, 80, 182, 186, 236, 311.
 Repérage chimique (voir Communication chimique).
 Repères terrestres (voir Orientation).
 Reproduction, 18, 19, 22, 24, 25, 31..., 107, 108, 137.
 Répulsives (phéromones), 214, 283, 298.
 Salivaires (glandes), 153.
 Sélection de parentèle, 48.
 Sexuelles (phéromones), 242...
 Sociétés
 densité des, 11.
 importance numérique des, 10, 114, 136.
 Soins au couvain, 12, 31, 97, 100, 121, 147, 152, 153, 155, 156, 163, 168..., 175..., 190, 193.
 Soldats, 20, 22, 27, 28, 29, 32, 44, 64, 80, 82, 84, 119, 134, 139, 156..., 189, 194, 217, 273, 288, 297, 298, 300, 302.
 Spermathèque, 19, 24, 32, 35, 248.
 Spermatogenèse, 33, 34.
 Stéréotypie des comportements, 98, 99, 128..., 151, 173, 180..., 228, 265, 290, 307...
 Sternale (glande), 212, 275, 277.
 Stigmergie, 309.
 Stockage des liquides et des jus sucrés, 145, 146, 150, 160..., 167, 183.
 Stridulatoires (organes), 237...
 Superorganisme, 308, 309.
 Surface (phéromones de), 244, 260.
 Symbiose, 119..., 251...
 Symphiles, 251...
 Syncœcetes, 251, 254.
 Systématique, 13.
 Tandem calling, 262, 263.
 Tandem running, 94, 211, 260..., 280, 305.
 Température (rôle de la), 67, 68, 70, 74, 80, 137, 191, 215, 217, 233, 235.
 Tergale (glande), 173, 245.
 Terpénoides, 215, 286.
 Territoriales (phéromones), 256...
 Tibiale (glande), 215.
 Toilettage (comportement de), 163.
 Transport de couvain, d'adultes, 97, 163, 168, 173, 174, 184..., 247.
 Trichomes, 252, 253, 254.
n-Tricosane, 206, 301.
n-Tridécanane, 252, 296.
n-Tridécanane one-2, 288.
 Trioléine, 251.
 Trophallaxie, 145..., 158, 255, 261, 269, 270, 272, 312.
n-Undécanane, 157, 289, 291, 292, 293, 296, 301.
 Undécanol-2, 305.
 Undécanone-2, 305.
 Undécanone-3, 298, 299, 300.
 Variabilité des comportements (voir Stéréotypie des comportements).
 Végétaux (récolte des), 119, 144, 213.
 Venin voir Poison (glande à).
 Vent (voir Orientation).
 Vision, 126, 221...
 Vol nuptial, 242, 243, 245, 248.
 Waggle display, 266.
 Wasmann (glande de), 253.

Index des noms de taxa

- Abeilles, 12, 17, 34, 48, 72, 146, 151, 308.
Acantholepis frauenfeldi, 39.
Acanthomyops, 292.
 claviger, 288, 289, 295, 296, 300.
Acromyrmex, 119, 120.
 octospinosus, 119, 120, 219, 239, 240, 243.
 Agaric, 121.
 Aphididae, 114, 116.
 Attini, 119, 120, 121, 122, 124, 213.
Amblyopone, 212.
 pallipes, 11, 245.
 pluto, 118, 144.
Amorphocephalus coronatus, 149, 150.
Amphotis, 149.
Anergates atratulus, 102, 103, 104, 105.
Anergatides kohli, 104.
 Aneuretinae, 12, 287.
Aneuretus simoni, 287.
Anomma, 131, 133, 135, 136.
 wilverthi, 10, 133, 136.
Aphaenogaster, 41, 129, 150.
 picea, 10.
 senilis, 150, 183.
 subterranea, 40, 50, 51, 150, 183.
Aporomyrmex ampeloni, 101.
 Arachnides, 111, 118, 132, 145.
 Arthropodes, 111, 118, 129, 133, 145, 201, 251.
Atemeles pubicollis, 149, 251, 252, 253, 254.
Atta, 9, 36, 50, 54, 119, 121, 165, 194, 243, 288, 292.
 cephalotes, 159, 160, 213, 219, 239, 240, 249, 279.
 colombica, 231.
 laevigata, 50.
 mexicana, 165.
 sexdens, 54, 119, 166, 179, 285.
 sexdens rubropilosa, 166, 214, 311.
 texana, 20, 21, 124, 166, 213, 215, 219.
 vollenweideri, 10.
 Azteca, 286.
 Basidiomycètes, 121.
 Bibionidae, 112.
Bothriomyrmex decapitans, 88.
Bothroponera soror, 304, 305.
 tesserinoda, 260.
 Bourdons, 12, 34, 48.
Brachymyrmex depilis, 11.
Buphalus piniarius, 117.
 Brenthidæ, 149.
Calomyrmex, 282, 283.
Camponotus, 40, 41, 143, 144, 159, 168, 183, 210, 218, 224, 236, 246, 289, 292.
 acvapimensis, 143.
 aethiops, 27, 29, 41, 42, 43, 193.
 americanus, 219.
 beebi, 266.
 castaneus, 219.
 compressiscapus, 143, 144.
 compressus, 266.
 congolensis, 143.
 cruentatus, 149, 150.
 ephippium, 212.
 floridanus, 219.
 herculeanus, 241, 242.
 impressus, 219.
 lateralis, 218.
 ligniperda, 27, 51, 194, 241.
 modoc, 224.
 mus, 202.
 nearticus, 219, 300.
 pennsylvanicus, 163, 166, 193, 219, 224, 274, 277, 280, 281, 310.
 rasilis, 219.
 sericeus, 261, 262, 266, 280, 281.
 sicheli, 218.
 socius, 219, 266, 280, 281.
 solon, 143.
 truncatus, 218.
 vagus, 20, 22, 27, 42, 147, 151, 184, 188, 311.
 vitreus, 218.
 viduus, 143, 144.
 Cantharidae, 112.
Cataglyphis, 221, 236.
 bicolor, 201, 202, 203, 221, 222, 223.

- bombicyna*, 159, 164.
cursor, 35, 194.
Cephalotes atratus, 164, 165, 180.
Cerapachys, 211.
Cestodes, 104.
Chalcididae, 112.
Chalepoxenus, 91, 93.
Cheimatobia brumata, 117.
Chilopodes, 118, 144.
Claviger testaceus, 253, 254.
Coléoptères, 112, 116, 251, 252, 253, 254, 255.
Collemboles, 125, 126, 127, 144, 145.
Colobopsis, 156, 157, 162.
 fraxinicola, 157, 162, 194.
 truncata, 22.
Conomyrma, 151, 286.
 bicolor, 140, 141.
 brunnea, 202.
Coprin, 122.
Coptoformica, 88.
Crematogaster, 209, 215, 218, 283, 288.
 ashmeadi, 215, 282.
 impressa, 38.
 nouallieri, 218.
 peringueyi, 218, 300.
 scutellaris, 202, 215, 218, 296.
 vandermeermohri, 218.
Crustacés, 145, 251.
Curculionidae, 112.
Cynipidae, 157.
Cyphomyrmex rimosus, 219.

Dacetini, 125, 126, 128, 129, 156, 159, 166, 171, 287.
Daceton armigerum, 166.
Dendrolasius fuliginosus voir *Lasius fuliginosus*.
Diapriidae, 254.
Dinoponera grandis, 24, 32.
Dilipididae, 104.
Diplopodes, 144.
Diplorhoptum fugax, 36, 87, 149, 254, 284, 285, 289.
Diptères, 112, 113.
Discothyrea, 118.
 oculata, 144.
Dolichoderinae, 12, 13, 14, 202, 209, 211, 218, 219, 237, 285, 286, 287, 290.
Dolichoderus, 286.
 quadripunctatus, 40, 41, 42, 45, 50, 51, 56.

Doronomyrmex kutteri, 245.
 pacis, 102, 244.
Dorylinae, 12, 131, 209, 211, 215, 288, 290, 291.
Dorylini, 131, 132, 133, 134, 135.
Dorylus, 20.

Eciton, 19, 131, 132, 138, 158, 210, 212, 215, 217, 219.
 burchelli, 10, 132, 135, 136, 217.
 hamatum, 21, 132, 135, 136, 137, 217, 218.
Ecitoninae, 12.
Ecitonini, 131.
Ectatomma, 150.
 tuberculatum, 176, 177.
Epimyrma, 91, 93.
 algeriana, 105.
 gösswaldi, 94, 97.
 stumperi, 91, 92, 102.
Epipheidole inquilina, 103.
Epixenus algericus, 87.
Eponges, 308.

Formica, 37, 41, 88, 91, 96, 105, 168, 184, 210, 229, 235, 280, 289, 292, 293, 309, 310.
 aquilonia, 191, 230.
 canadensis, 45.
 consocians, 247.
 exsecta, 99.
 exsectoides, 19.
 fusca, 41, 90, 96, 97, 98.
 japonica, 37.
 lemanii, 203.
 lugubris, 10, 111, 113, 114, 116, 230, 231, 311.
 montana, 242.
 obscuripes, 105, 164, 166.
 pergandei, 45, 50, 96, 242, 289.
 perpilosa, 167.
 polycтена, 11, 33, 37, 60, 61, 100, 114, 115, 168, 169, 172, 184, 189, 190, 192, 195, 202, 204, 230, 231, 233, 234, 251, 252, 282, 311.
 pratensis, 42, 311.
 rufa, 51, 87, 100, 109, 110, 113, 114, 116, 149, 183, 201, 220, 229, 230, 232, 235, 256, 289, 291, 310, 311, 312.
 rufibarbis, 37, 193.
 sanguinea, 93, 95, 168, 173, 174, 193, 194, 256, 289, 311.
 subintegra, 289.

- subnitens*, 229.
subnuda, 204.
talbotae, 105.
- Formicinae, 12, 13, 14, 105, 156, 173, 174, 202, 203, 209, 210, 211, 212, 219, 237, 241, 261, 280, 288, 290, 291, 292, 293.
- Formicini, 91.
- Formicoxenus nitidulus*, 25, 87, 220, 244.
- Fourmis
 amazone, voir *Polyergus*.
 d'Argentine, voir *Iridomyrmex humilis*.
 des bois, voir *Formica* (groupe *rufa*).
 cartonnière, voir *Lasius fuliginosus*.
 champignoniste, voir *Atta*, *Acromyrmex*.
 charpentière, voir *Camponotus pennsylvanicus*.
 de feu, voir *Solenopsis invicta*, *S. richteri*.
 légionnaire, voir *Termitopone laevigata*.
 magnan, voir *Anomma*.
 migratrice, voir *Eciton*, *Labidus*, *Neivamyrmex*.
 moissonneuse, voir *Messor*, *Novomessor*, *Pogonomyrmex*.
 parasol, voir *Atta*.
 du Pharaon, voir *Monomorium pharaonis*.
 pot de miel, voir *Myrmecocystus*.
 rousse des bois, voir *Formica* (groupe *rufa*).
 tisserande, voir *Oecophylla*.
 tortue, voir *Cephalotes atratus*.
 à viande, voir *Iridomyrmex purpureus*.
 voleuse, voir *Diplorhoptum fugax*.
 voyageuse, voir *Anomma*.
- Guêpes, 12, 48, 132, 146, 151.
- Harpagoxenus*, 91, 93, 96, 97.
americanus, 37, 51, 57, 93, 97, 244.
canadensis, 244.
sublaevis, 22, 24, 27, 32, 37, 59, 94, 97, 244, 245.
- Homoptères, 111, 114, 115, 116, 159, 166, 184.
- Hyménoptères, 9, 12, 47, 48, 112, 116, 117, 146, 153.
- Hypoconera*, 129, 261.
coeca, 11.
- Ichneumonidae, 112.
- Iridomyrmex*, 211.
detectus, 286.
humilis, 36, 218, 219, 256, 286.
melleus, 219.
pruinosis, 218, 285, 286, 290.
purpureus, 283.
- Isopodes, 145, 251.
- Kyidris yaleogyna*, 100, 106.
- Labidus*, 247.
- Lasius*, 41, 88, 105, 168, 183, 209, 210, 288, 289, 292, 293, 310.
alienus, 11, 88, 247, 300.
flavus, 10, 253, 254, 302, 303.
fuliginosus, 89, 149, 207, 210, 215, 218, 219, 231, 255, 288, 292, 293, 311.
neoniger, 220.
niger, 10, 11, 28, 42, 88, 89, 100, 147, 181, 187, 188, 199, 200, 201, 203, 210, 229, 230, 241, 311.
reginae, 88.
umbratus, 88, 89, 288.
- Lepidropia pedestris*, 149, 254.
- Lépidoptères, 112, 116, 255.
- Lépismes, 251.
- Leptanillinae, 12.
- Leptogenys*, 209.
chinensis, 211.
conradti, 145.
- Leptomymex*, 159.
- Leptothoracini, 91, 246.
- Leptothorax*, 40, 41, 50, 57, 91, 97, 101, 105, 147, 244, 245, 262, 263, 264, 265, 309.
acervorum, 98, 101, 105, 262, 263, 281.
allardycei, 313.
ambiguus, 93, 98.
buschingeri, 101, 105.
curvispinosus, 93, 98, 155.
duloticus, 93, 94, 97.
gösswaldi, 101, 102, 105, 243, 245.
kutteri, 101, 102, 105, 244.
longispinosus, 93, 98.
muscorum, 204, 265.
nylanderi, 18, 19, 22, 38, 39, 79, 104, 263.
provancheri, 25, 244.
spinosa, 105.
tuberum, 91, 92.
unifasciatus, 41, 42, 265.
- Leucoprinus gongylophora*, 121.
- Liometopum*, 286, 292.

- occidentale*, 218.
Lomechusa strumosa, 252.
 Lombriciens, 111.
 Lycanides, 255.
 Lycoses, 132.
Lymanthria dispar, 117.

 Mammifères, 48, 135, 146, 314.
Manica, 214.
 rubida, 156.
Megaponera foetens, 139, 145.
Melophorus, 159.
 Mermithidae, 25, 104.
Mesoponera, 309.
 caffraria, 129, 175, 183, 261, 310.
Messor, 87, 125, 293.
 barbarus, 200.
 capitatus, 40, 50, 194, 247.
 ebeninus, 27, 38, 39, 194.
 Mollusques, 111.
Monacis, 209, 292.
 bispinosa, 218.
Monomorium, 36, 213, 246.
 metoecus, 101.
 minimum, 101, 215, 256.
 pharaonis, 27, 33, 34, 45, 62, 63, 64, 78, 208, 214, 215, 219, 245, 285, 292.
 santschii, 103.
 salomonis, 103, 201.
 venustum, 274.
 Moustiques, 203.
 Muscidae, 112.
 Myriapodes, 111, 118, 144, 145.
Myrmecaphodius excavaticollis, 256.
Myrmecia, 51.
 desertorum, 204.
 dispar, 204.
 forceps, 50.
 gulosa, 50, 289, 291.
 inquilina, 108.
 vindex, 108.
 Myrmeciinae, 12, 14, 105, 156, 204, 289, 291.
Myrmecina graminicola, 168, 177.
Myrmecocystus, 140, 141, 146, 160, 204.
 horti-deorum, 160, 161.
 mimicus, 98, 99, 268, 285.
Myrmecophila acervorum, 251.
Myrmelachista ramulorum, 219.
Myrmica, 41, 71, 168, 212, 214, 219, 220, 240, 253, 257, 272, 288, 293, 306, 309, 310.
 incompleta, 25.
 laevinodis, 149, 238, 239, 240, 252.
 myrmecophila, 104.
 rubida, 293.
 rubra, 27, 29, 39, 40, 43, 45, 50, 51, 56, 57, 66, 67, 68, 71, 72, 74, 79, 81, 85, 177, 186, 195, 196, 218, 240, 247, 248, 249, 250, 257, 258, 268, 269, 271, 272, 281, 289, 291, 293, 294, 302, 303, 304.
 ruginodis, 40, 42, 201, 202, 203, 291, 293, 294.
 ruginodis macrogyna, 71.
 ruginodis microgyna, 71.
 rugulosa, 293, 294.
 sabuleti, 71, 272, 273, 293, 294.
 scabrinodis, 71, 257, 258, 271, 272, 273, 277, 293, 294.
 schencki, 240, 293, 294.
 sulcidonis, 71, 293.
Myrmicaria natalensis, 289.
 eumenoides, 294.
 Myrmicinae, 12, 14, 36, 91, 105, 106, 153, 156, 175, 176, 177, 209, 211, 212, 213, 219, 237, 244, 262, 264, 265, 283, 287, 288, 289, 290, 291, 293, 313.
Neivamyrmex, 131, 209, 210, 218, 247.
 harrisi, 133.
 opacithorax, 136.
 nigrescens, 133, 137.
Neoponera, 150.
 apicalis, 156, 175, 176.
 obscuricornis, 261.
Nothomyrmecia macrops, 287.
 Nothomyrmecinae, 12, 287.
Novomessor albisetosus, 239, 240.
 cockerelli, 240, 287.

Odontomachus, 129, 130, 211.
 troglodytes, 38, 39, 45.
Oecophylla, 37, 151, 164, 209, 210, 212, 289, 306.
 longinoda, 18, 142, 165, 258, 274, 275, 276, 277, 294, 297, 298, 299, 300, 301.
 smaragdina, 27.
 Oligochètes, 144, 145.
Oligomyrmex, 118.
 Oniscoïdes, 145.
Onychomyrmex, 212.
Ophtalmopone berthoudi, 24.
Orectognathus versicolor, 159, 166, 287.

- Pachycondyla laevigata*, 211.
obscuricornis, 202.
tridentata, 284.
Pachysima latifrons, 249.
Paltothyreus tarsatus, 205, 209, 212.
Paratrechina longicornis, 219.
Pella, 254, 255.
Pheidole, 19, 25, 104, 133, 163, 184, 224, 236, 284.
bicarinata, 84.
biconstricta, 287.
bucholzi, 145.
dentata, 149, 169.
desertorum, 133, 195, 220.
fallax, 214, 217, 219, 300.
militicida, 144, 158, 195, 217, 220, 224, 225.
morrisi, 80.
nodus, 80.
pallidula, 22, 23, 25, 26, 28, 36, 54, 55, 56, 64, 65, 66, 67, 80, 82, 84, 85, 153, 247, 273, 277.
pilifera, 103, 158.
rugulosa, 144, 195, 220.
sciophila, 195, 220.
tucsonica, 195, 220.
vallicola, 220.
xerophila, 133, 144.
Phoridae, 159, 160.
Plagiolepis, 146, 159, 293.
grassei, 44, 45, 101, 105, 106, 107.
pygmaea, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 49, 50, 51, 52, 53, 56, 74, 75, 78, 79, 101, 105, 106, 107, 108, 147, 153.
vindobonensis, 101.
xene, 44, 101, 105, 106, 107, 108.
Platyarthrus hoffmannseggii, 251.
Platythyrea, 144.
Plectroctena, 118.
subterranea, 144.
Pogonomyrmex, 144, 150, 184, 208, 236, 242, 243, 246, 256, 288, 292.
badius, 214, 225, 226, 227, 228, 285, 289, 292, 310.
barbatus, 227, 256.
maricopa, 229, 257.
occidentalis, 11, 240.
rugosus, 183, 227, 256.
Polibiinae, 132.
Polistinae, 132.
Polyergus, 90, 91, 93, 95, 96.
breviceps, 45, 95.
rufescens, 89, 90, 95, 96.
Ponera, 153.
eduardi, 24, 32, 260.
Ponerinae, 12, 13, 14, 24, 131, 150, 156, 175, 176, 177, 202, 205, 209, 210, 211, 212, 237, 245, 259, 260, 261, 284, 288, 290, 291, 304.
Prenolepis, 159.
imparis, 256.
Proceratium, 118.
silaceum, 11, 118.
diplopyx, 118.
Proformica, 159.
ferreri, 162.
Psalidomyrmex procerus, 144.
Pseudomyrmecinae, 12, 237, 290.
Psocoptères, 112.
Raptiformica, 95.
Rhytidoponera metallica, 24, 32, 245, 246.
Rossomyrmex, 91.
proformicarium, 94.
Scolytidae, 112.
Serrastruma serrula, 19, 20, 126, 128.
Serviforma fusca, 88.
Smithistruma truncatidens, 126, 171, 172, 178, 182, 183.
Solenopsis, 19, 20, 147, 152, 207, 209, 214, 219, 259, 288, 292, 310.
geminata, 149, 163, 219.
invicta, 27, 28, 54, 72, 82, 85, 149, 162, 163, 178, 189, 207, 214, 247, 248, 250, 256, 277, 278, 281, 283, 287.
richteri, 28.
saevissima, 215.
xyloni, 133, 158.
Sphecomyrma freyi, 12.
Sphecomyrminae, 12.
Sphintomyrmex, 211.
Staphilinidae, 112, 149, 251, 254.
Strongylognathus, 91, 93, 95.
Strumigenys, 144.
loriae, 100.
louisianae, 128.
pergandei, 126.
rufobrunea, 126.
Syrphidae, 112, 116.
Tachymyrmex septentrionalis, 219.
Tapinoma, 211, 286, 290, 310.
erraticum, 170, 171, 181, 183, 185, 186, 201, 218, 286.
israelis, 274.

- melanocephalum*, 219.
nigerrimum, 88, 206, 218, 286, 292.
sessile, 218, 286.
Technomyrmex, 32.
 andrei, 145.
Teleutomyrmex schneideri, 101, 102, 103, 106.
Temnothorax recedens, 19, 38, 50, 53.
Tenthrenididae, 112, 117.
Termites, 12, 48, 129, 130, 133, 139, 140, 145, 146, 205, 211, 304, 309.
Termitopone laevigata, 131, 210, 211.
Tetramorium, 10, 209, 214, 246.
 caespitum, 11, 36, 54, 56, 98, 101, 102, 103, 104, 105, 153, 169, 201, 219, 243.
 guineense, 215, 219.
 impurum, 243, 267.
Tetramoriini, 91.
Tetraoponera ledouxii, 40, 41, 42, 43.
Thesium alpinum, 116.
Tiphidae, 12.
Tortricidae, 112.
Tortrix viridina, 116.
Trichoscapha membranifera, 128.
Vertébrés, 9, 12, 132, 133, 307, 310, 313, 314.
Vespoïdes, 289, 312.
Wasmannia auropunctata, 290.
Xenometa gallica, 104.
Xenomymex, 246.
 floridanus, 243, 300.
Zacryptocerus, 22.
 varians, 23, 40, 51, 158, 194.

Index des auteurs

- ABDI (H.), 234, 235.
ABE (T.), 256.
ABRAHAM (M.), 186.
ADAMS (C.T.), 284.
AGBOGBA (C.), 129, 130, 150, 183, 184, 261.
AKRE (R.D.), 216, 217, 218, 219, 220.
ALLOWAY (T.M.), 37, 93, 94, 98, 244.
ALPERT (G.D.), 140, 141.
AMOORE (J.), 290.
ANDRÉ (E.), 188.
APPEL (H.), 10.
ATAYA (H.), 188.
AUTUORI (M.), 9, 49, 121.
AYRE (G.L.), 229, 289.
- BAKER (T.C.), 211.
BANKS (W.A.), 82.
BARLIN (M.R.), 219.
BARONI-URBANI (C.), 218, 256, 290.
BARRER (P.M.), 121.
BARROW (E.M.), 184.
BAZIRE-BÉNAZET (M.), 36, 50, 54.
BECK (H.), 96.
BELT (T.), 119.
BENOIS (A.), 20, 22, 40, 194.
BERALDO (M.J.), 194.
BERGSON (H.), 9.
BERGSTRÖM (G.), 288, 289.
BERNARD (F.), 11, 87, 162, 221.
BERNARDI (R.), 288, 291.
BERNDT (K.P.), 64.
BETHE (A.), 199, 205.
BHATKAR (A.P.), 149.
BHATTACHARYA (G.C.), 37.
BIER (K.), 25, 40, 41, 42, 60, 61, 62, 194.
BIGLEY (W.S.), 251.
BILLEN (J.), 168, 193, 194.
BLOMQUIST (G.L.), 256.
BLUM (M.S.), 72, 188, 205, 208, 210, 212, 213, 214, 215, 216, 219, 285, 286, 288, 289, 290, 291, 292, 303, 305.
BONAVITA (A.), 76, 147, 150, 151, 153, 156, 175, 249.
BONAVITA-COUGOURDAN (A.) voir BONA-VITA (A.).
- BONDAR (G.), 9.
BONNET (C.), 206.
BONPART (H.), 36.
BOUISSOU (M.F.), 312.
BOWERS (M.A.), 231.
BOYD (N.D.), 123, 124.
BRADSHAW (J.W.), 291, 294, 297, 299, 300.
BRAND (J.M.), 291, 294, 297, 299, 300.
BRANDAO (C.R.), 167.
BRANDER (M.F.), 292.
BRENT (C.), 121.
BRIAN (M.V.), 27, 39, 50, 56, 66, 68, 70, 71, 72, 73, 82, 152, 177, 248, 249, 250.
BROUGH (E.), 282, 283.
BROWN (R.Z.), 216.
BROWN (W.L. Jr.), 9, 100, 101, 118, 126, 251, 288.
BROWN (W.V.), 290.
BRUN (R.), 90, 95, 102, 199, 200, 201, 229.
BRUNIQUEL (S.), 40, 50, 51.
BUCKINGHAM (E.N.), 158, 168.
BUFFON (G. DE), 307.
BURKHALTER (A.), 221.
BUSCHINGER (A.), 17, 22, 24, 25, 27, 32, 37, 59, 64, 91, 93, 96, 97, 98, 99, 101, 105, 244, 245, 246.
BUTENANDT (A.), 206, 285, 291.
BUTLER (C.G.), 72.
- CAGNIANT (H.), 35, 105, 194.
CAMMAERTS (M.C.), 29, 195, 196, 208, 212, 214, 218, 219, 248, 249, 254, 257, 268, 269, 271, 272, 288, 289, 291, 293, 294, 302, 303, 304.
CAMMAERTS (R.), 253.
CARLIN (N.F.), 159, 166.
CARTHY (J.D.), 201, 207, 210.
CASNATI (G.), 288.
CAVILL (G.W.), 286, 290, 291.
CEUSTERS (R.), 11, 191, 192, 195.
CHABAD-CREPET (R.), 132.
CHAMPALBERT (A.), 176.
CHAPMAN (J.A.), 204.
CHAUVIN (R.), 110, 133, 135, 149, 233, 308.
CHERIX (D.), 10, 54, 72, 110, 111, 113, 114, 116, 230.

- CHERRETT (J.M.), 9, 119, 121, 249.
 COGLITORE (C.), 248, 249.
 COLE (A.C.), 27, 164.
 COLE (B.J.), 313.
 COLE (T.W.), 247, 249.
 COLOMBEL (P.), 38.
 CORN (M.L.), 164, 180.
 CORNETZ (V.), 204.
 COTTI (G.), 116.
 COURET (H.), 211, 218, 219.
 CRANDALL (R.H.), 161.
 CRAWLEY (W.C.), 103.
 CREIGHTON (W.S. et M.P.), 103, 158, 161.
 CREWE (R.M.), 217, 218, 288, 291, 300, 303.
 CROSS (J.H.), 214.
 CZECHOWSKI (W.), 95, 96.

 DARTIGUES (D.), 27, 29, 40, 43, 193.
 DARWIN (CH.), 98.
 DAVID (C.T.), 224.
 DECHARME (M.), 122.
 DEJEAN (A.), 19, 20, 37, 50, 53, 126, 128, 129, 130, 156, 171, 172, 178, 182.
 DELAGE (B.), 38, 40, 50, 150, 194, 247.
 DELAGE-DARCHEN (B.) voir DELAGE (B.).
 DÉLYE (G.), 159, 164, 223.
 DOBRZAŃSKA (J.), 90, 95, 96, 169.
 DOBRZAŃSKI (J.), 90, 95, 96, 169.
 DODD (F.P.), 164.
 DONISTHORPE (H.), 88, 89, 103, 254.
 DUELLI (P.), 202, 203, 221, 222, 223.
 DUELLI-KLEIN (R.), 202.
 DUFFIELD (R.M.), 288, 290.
 DUMPERT (K.), 292.
 DUPUY (P.), 156, 175.

 EBBERS (B.C.), 184.
 EDWARDS (J.P.), 64.
 EIBL-EIBESFELDT (I. et E.), 159, 160.
 EIDMANN (H.), 206.
 EISNER (T.), 150.
 ELGERT (B.), 87, 220.
 ELMES (G.W.), 71.
 ELTON (C.S.), 256.
 EMERSON (A.E.), 308.
 EMERY (C.), 59, 90, 91, 105, 218.
 ENGEL (H.), 211, 212, 287.
 ENZMANN (E.V.), 237, 239.
 ERHARDT (H.J.), 37.
 EVERSLED (R.P.), 214.

 FABER (W.), 88, 101.

 FABRE (J.H.), 308.
 FAGEN (R.M.), 155.
 FEBVAY (G.), 121, 122.
 FELLERS (J.H. et G.M.), 150.
 FERRIÈRE (A.), 308.
 FLATT (I.), 221.
 FLETCHER (D.J.), 54, 72, 139, 215, 288.
 FLORKIN (M.), 205.
 FORD (D.L.), 286.
 FOREL (A.), 59, 63, 88, 90, 95, 96, 97, 103, 156, 160, 162, 167, 206.
 FOWLER (H.G.), 163, 166, 243.
 FRANCOEUR (A.), 11.
 FRAZIER (C.A.), 283.
 FREELAND (J.), 50.
 FRESNEAU (D.), 150, 156, 175, 176, 177.
 FUCHS (S.), 241.
 FUSCO (R.), 290.

 GALLÉ (L.), 116.
 GARCIA-PEREZ (J.), 184.
 GAVIOLI (M.), 147.
 GÉNÉ (G.), 218.
 GEOFFROY SAINT-HILAIRE (E.L.), 119.
 GLANCEY (B.M.), 54, 162, 179.
 GOETSCH (W.), 28, 202, 207, 215, 218.
 GÖSSWALD (K.), 25, 60, 61, 62, 87, 88, 102, 104.
 GRASSÉ (P.P.), 11, 74, 309.
 GRAY (B.), 204.
 GREGG (R.E.), 80, 158.
 GRIMAL (A.), 55.
 GRIS (G.), 10.

 HAGAN (H.R.), 136.
 HAMILTON (W.D.), 46, 48, 49.
 HANGARTNER (W.), 207, 210, 216, 218, 219, 278, 279.
 HANSEN (T.E.), 191.
 HARE (H.), 47.
 HARKNESS (R.D.), 221.
 HARTWICK (E.B.), 210.
 HASKINS (C.P. et E.F.), 10, 24, 108, 188, 211, 237, 239, 245, 246.
 HATTON MISS, 188.
 HEMMINGSEN (A.M.), 164.
 HENNAUT-RICHE (B.), 231.
 HENQUELL (D.), 210, 233, 234, 235.
 HERBERS (J.M.), 164, 166.
 HERMANN (H.R.), 212, 214, 286, 292.
 HEYDE (K.), 168.
 HIGASHI (S.), 168.

- HINGSTON (R.), 206, 266.
 HINTERBERGER (H.), 286, 290.
 HINTON (H.E.), 255.
 HOAGLAND (H.), 310.
 HOHORST (B.), 37, 192, 193.
 HÖLLDOBLER (B.), 18, 87, 98, 99, 147, 149, 158, 173, 174, 193, 195, 205, 208, 209, 210, 211, 212, 214, 217, 220, 224, 225, 226, 227, 228, 233, 239, 240, 242, 243, 245, 246, 252, 253, 255, 256, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 266, 268, 274, 276, 279, 282, 285, 287, 289, 300.
 HÖLLDOBLER (K.), 36, 88.
 HOLLINGSWORTH (M.J.), 20.
 HORSTMANN (K.), 113, 114, 116, 210, 233, 235.
 HOWARD (D.F.), 162, 256, 290.
 HOWSE (P.E.), 140, 279, 294, 295, 305.
 HUBBELL (S.P.), 166.
 HUBER (J.), 121.
 HUBER (P.), 89, 96, 114, 241, 312.
 HUNG (A.C.), 44, 50.
 HUWYLER (S.), 210.
 IHERING (H. VON), 121.
 JACOBI (T.), 274.
 JAFFE (K.), 279, 294.
 JAISSON (P.), 100, 147, 148, 150, 151, 176, 184, 241, 259, 279, 281, 311, 312.
 JANDER (R.), 201, 229, 230, 232.
 JANET (C.), 103, 146, 211, 237, 238, 251.
 JAYASURIYA (A.K.), 287.
 JEANTET (A.Y.), 188.
 JENSEN (T.F.), 113.
 JENTSCH (J.), 291.
 JESSEN (K.), 212.
 JOHNSON (P.L.), 242.
 JOHNSON (R.A.), 132.
 JONES (J.W.), 27, 164.
 JOUVENAZ (D.P.), 219, 147.
 KANNOWSKY (P.B.), 242, 256.
 KARLSON (P.), 206.
 KAUEWITZ (F.), 218.
 KENNEDY (C.H.), 11.
 KERMARREC (A.), 120, 121, 122, 238, 240.
 KHAN (A.R.), 28.
 KIEPENHAUER (J.), 204.
 KILL (V.), 168, 183.
 KLOFT (W.), 64, 96, 149, 212.
 KNEITZ (G.), 37, 173, 189, 190.
 KONDOH (M.), 37.
 KOOB (K.), 125.
 KRÜGER (E.), 253.
 KUGLER (C.), 211, 287.
 KUTTER (H.), 10, 14, 44, 88, 91, 92, 93, 95, 98, 101, 102, 104.
 LACHAUD (J.P.), 36, 149, 151, 254, 286.
 LAMON (B.), 95.
 LAMOTTE (M.), 17.
 LANE (A.), 263, 264, 265.
 LATREILLE (P.A.), 18, 89.
 LAW (J.H.), 206, 217, 300.
 LEDOUX (A.), 37, 164, 165.
 LE MASNE (G.), 24, 32, 44, 49, 50, 91, 101, 106, 121, 146, 147, 149, 150, 152, 153, 156, 260, 309.
 LE MOLI (F.), 100, 311, 312.
 LENOIR (A.), 28, 147, 148, 151, 152, 170, 171, 181, 182, 183, 185, 188, 241, 259, 279, 281, 309.
 LE ROUX (G.), 238, 239, 240.
 LESPÈS (C.), 36.
 LEUTERT (W.), 27.
 LEUTHOLD (R.H.), 215, 216, 296, 297.
 LÉVIEUX (J.), 118, 139, 141, 142, 143, 144, 145.
 LITTLEDYKE (M.), 121.
 LOFGREN (C.S.), 284.
 LÖFQVIST (J.), 288, 289, 291.
 LONGHURST (C.), 140, 243, 288, 290, 304.
 LORBER (B.), 54.
 LORENZ (K.), 311.
 LOUIS (D.), 141.
 LUBBOCK (J.), 160, 167, 199.
 LUMSDEN (C.J.), 256.
 LÜSCHER (M.), 17, 206.
 LUTZ (P.), 173.
 MABELIS (A.A.), 256.
 MACCONNEL (J.G.), 292.
 MALICKY (H.), 255.
 MAMSCH (E.), 40, 42.
 MARIKOVSKY (P.), 94, 256.
 MARKIN (G.P.), 27, 28, 36, 256.
 MARKL (H.), 202, 203, 233, 237, 238, 239, 240, 241.
 MARTIN (N.M. et J.S.), 122, 123, 124.
 MASCHWITZ (U.), 96, 153, 165, 211, 212, 242, 260, 263, 284, 286, 288, 289, 292, 293.
 MAYR (E.), 17.
 MCCOOK (H.), 160.
 MCGURK (D.J.), 288.

- MENDES (E.G.), 194.
 MENOZZI (C.), 218.
 MENZEL (R.), 221, 222.
 MEUDEC (M.), 185, 186.
 MEYER (G.F.), 104.
 MEYER (J.A.), 233.
 MICHENER (C.D.), 17.
 MINTZER (A.), 166.
 MIRENDA (J.T.), 133, 137, 139, 178.
 MOELLER (A.), 121, 125.
 MÖGLICH (M.), 140, 141, 158, 173, 174,
 193, 195, 210, 217, 220, 224, 225, 233,
 260, 261, 262, 263, 265.
 MONTAGNER (H.), 151, 306, 312.
 MOORE (B.P.), 290.
 MORGAN (E.D.), 213, 257, 280, 288, 290,
 291, 302.
 MOSER (J.C.), 208, 213, 215.
 MÜHLENBERG (M.), 165.
 MÜLLER (P.W.), 253.

 NAKAO (S.I.), 80.
 NIELSEN (M.G.), 11.
 NIJHOUT (H.F.), 80, 84.
 NITSCHMANN (J.), 64.
 NUTTING (W.L.), 158.

 OEKLAND (F.), 114, 168.
 ONO (Y.), 150.
 OSMAN (M.F.), 292.
 OTTO (D.), 37, 168, 169, 183, 189.

 PAIN (J.), 72, 151.
 PAMILO (P.), 230.
 PARRY (K.), 213, 280, 290.
 PASSERA (L.), 22, 25, 28, 29, 36, 37, 40, 41,
 43, 44, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 56, 65, 74,
 75, 76, 78, 80, 82, 84, 101, 104, 106,
 108, 147, 153, 193, 211, 219, 249.
 PASSETI (M.), 312.
 PASTEELS (J.M.), 186, 205, 215, 243, 259.
 PAVAN (M.), 10, 117, 211, 218, 286, 287,
 288, 292.
 PAYNE (T.L.), 242.
 PEACOCK (A.D.), 33, 34.
 PEETERS (C.P.), 24.
 PÉRU (L.), 104.
 PETERSEN-BRAUN (M.), 27, 63.
 PHILLIPS (S.A.), 189.
 PLATEAUX (L.), 17, 18, 19, 22, 38, 79, 104.
 PLATEAUX-QUÉNU (C.), 36.
 PLINE L'ANCIEN (C.P.S.), 188.
 POLDI (B.), 54, 56.

 PORTER (S.D.), 231.
 PORTOCARRERO (C.A.), 210.
 POVEDA (A.), 175.
 PRADO (L.), 311.
 PRESCOTT (H.W.), 10.
 PRICER (J.L.), 163.
 PROVOST (E.), 147.

 QUILICO (A.), 289, 291.
 QUINLAN (R.J.), 121.

 RABAUD (E.), 11, 307.
 RAIGNIER (A.), 10, 133, 135, 136, 237.
 RÉAUMUR (R. DE), 146.
 REGNIER (F.E.), 95, 96, 206, 210, 288, 289,
 292, 295, 296, 300.
 RETTENMEYER (C.W.), 131, 132, 135, 136,
 137, 159, 216, 220.
 RIDDIFORD (L.M.), 82.
 RIGBY (C.), 39, 56.
 RILEY (R.G.), 213, 288.
 RISSING (S.W.), 183, 184.
 RITTER (F.J.), 208, 213, 215, 292.
 ROBEAU (R.M.), 82.
 ROBERTS (R.B.), 163, 166.
 ROBERTSON (P.L.), 211, 280, 286, 289.
 ROBINSON (S.W.), 249.
 RONCHETTI (G.), 211, 286.
 ROSENGREN (R.), 87, 113, 172, 210, 220,
 230, 231, 232, 233, 235.
 ROSS (G.N.), 214, 215, 219.
 ROUBAUD (E.), 146.
 ROUSSEAU, 17.
 RUFFIÉ (J.), 308.

 SABBAGH-TOHMÉ (H.), 39.
 SANTSCHI (F.), 88, 199, 201, 206, 218.
 SCHENCK (A.), 103.
 SCHIFFERER, 201.
 SCHILDKNECHT (H.), 125.
 SCHIMMER (F.), 251.
 SCHLUNEGGER (U.), 296, 297.
 SCHMIDT (G.H.), 33, 61.
 SCHMIDT (J.O.), 292.
 SCHMITZ (E.), 214.
 SCHNEIRLA (T.C.), 131, 132, 134, 135, 136,
 137, 146, 159, 216, 233, 249, 308, 310.
 SCHÖNEGGE (P.), 211.
 SHARP (D.), 237.
 SILVERSTEIN (R.M.), 288.
 SMEETON (L.), 39, 43.
 SMITH (E.B.), 283.

- SMITH (I.C.), 33, 34.
 SMITH (J.D.), 283.
 SORENSSEN (A.A.), 179.
 SPANGLER (H.G.), 240.
 STÄRCKE (A.), 89.
 STRADLING (D.J.), 121.
 STUART (R.J.), 51, 57.
 STUMPER (R.), 10, 44, 87, 91, 101, 102, 103, 105, 160, 247.
 SUDD (J.H.), 160, 162, 168, 203, 208, 285.
 SULKHANOV (A.V.), 240.
 SUZZONI (J.P.), 35, 55, 80, 82, 83, 84.
 SZLEP-FESSEL (R.), 273, 274.
- TALBOT (M.), 11, 93, 96, 105, 256.
 TANAKA (T.), 150.
 TAYLOR (R.W.), 9, 12, 13.
 TELES DA SILVA (M.), 131, 132.
 TERRON (G.), 32, 40.
 THOMAS (L.), 308.
 TOHMÉ (G.), 27, 38, 194.
 TOPOFF (H.), 10, 20, 21, 95, 131, 137, 138, 139, 159, 217.
 TORGERSOIN (R.L.), 216, 217, 218, 219.
 TOROSSIAN (C.), 40, 50, 51, 56, 111, 117, 149, 150.
 TRANIELLO (J.F.), 193, 211, 220, 224, 261, 274, 287.
 TRAVE (R.), 287.
 TRICOT (M.C.) voir CAMMAERTS (M.C.).
 TRIVERS (R.L.), 47.
 TROISI (S.J.), 82.
 TSCHINKEL (W.R.), 20, 27, 162, 250.
 TUMLINSON (J.H.), 213.
- VANDEL (A.), 25.
 VANDER MEER (R.K.), 248, 256.
 VAN VORHIS KEY (S.E.), 211.
 VERHAEGUE (J.C.), 218, 243, 267.
 VERLAINE (L.), 308.
 VERRON (H.), 187, 188.
 VIK (S.B.), 191.
 VINSON (S.B.), 82, 178, 189, 251.
 VOWLES (D.M.), 201, 202, 203, 310.
 VROEY (C. de), 256.
- WADHAMS (L.J.), 302.
- WALLER (D.), 166.
 WALSH (J.P.), 250.
 WARDLAW (J.C.), 71.
 WASMANN (E.), 87, 90, 98, 104, 105, 146, 215, 230, 251, 253.
 WATKINS (J.F.), 210, 218, 247, 249.
 WAY (M.J.), 164.
 WEBER (N.A.), 9, 10, 11, 21, 120, 121, 122, 123, 124, 164, 300.
 WEHNER (R.), 173, 202, 203, 221, 222, 223.
 WEIR (J.S.), 178.
 WEISS (B.A.), 310.
 WELLENSTEIN (G.), 10, 111, 113, 114.
 WENGRIS (J.), 11.
 WESSON (L.G.), 93, 94, 97, 126.
 WEYER (F.), 51.
 WHEELER (D.E.), 80, 84.
 WHEELER (J.W.), 286, 290.
 WHEELER (W.M.), 25, 59, 87, 90, 103, 114, 146, 156, 157, 160, 161, 162, 247, 249, 251.
 WHELDEN (R.M.), 24, 245.
 WHITFORD (W.G.), 144, 163, 184.
 WILLIAMS (D.F.), 248.
 WILLIAMS (H.J.), 214.
 WILSON (E.O.), 9, 12, 17, 18, 19, 21, 23, 40, 48, 50, 51, 88, 90, 95, 96, 98, 100, 101, 105, 106, 115, 126, 128, 131, 146, 147, 150, 152, 155, 157, 158, 162, 163, 166, 169, 179, 180, 188, 194, 206, 207, 208, 210, 211, 214, 215, 218, 219, 258, 265, 266, 274, 276, 277, 285, 286, 287, 288, 289, 292, 295, 296, 300.
 WINTER (U.), 22, 24, 25, 27, 37, 91, 94, 97.
 WOOD (D.L.), 151.
 WOOD (L.A.), 20, 27.
 WRAY (J.), 289.
 WÜST (M.), 245.
- YENSEN (N., E. et D.), 11.
 YES'KOV (Y.K.), 239, 241.
- ZAHL (P.A.), 24.
 ZAHN (M.), 173.
 ZHANTIEV (R.D.), 240.
 ZIMMERMANN (S.), 218.
 ZOEBELEIN (G.), 113, 114.

Table des matières

PRÉFACE	5
INTRODUCTION	9
CHAPITRE PREMIER : LE POLYMORPHISME	17
I. <i>Les castes et le polyphénisme</i>	17
II. <i>Monomorphisme</i>	19
III. <i>Polymorphisme</i>	19
IV. <i>Les intercastes</i>	22
V. <i>Les variations du polymorphisme</i>	26
En relation avec l'âge de la société	26
En relation avec le cycle annuel	29
CHAPITRE II : LES ŒUFS REPRODUCTEURS ET ALIMENTAIRES	31
I. <i>Les œufs reproducteurs des ouvrières</i>	31
La descendance des ouvrières	32
Le contrôle de la reine	36
L'haplodiploïdie et ses conséquences	45
II. <i>Les œufs alimentaires des ouvrières</i>	49
III. <i>Les œufs alimentaires des reines</i>	53
IV. <i>Le rôle social des œufs alimentaires</i>	56
CHAPITRE III : LE DÉTERMINISME DE LA CASTE	59
I. <i>Facteurs internes à la société</i>	60
Orientation précoce	60
Orientation tardive	67
II. <i>Facteurs internes à l'individu</i>	81
Le cas de <i>Myrmica rubra</i>	81
Le cas de <i>Solenopsis invicta</i>	82
Le cas de <i>Pheidole pallidula</i>	82

CHAPITRE IV : LES ASSOCIATIONS DE FOURMIS ET LE PARASITISME SOCIAL ..	87
I. <i>Le parasitisme social temporaire</i>	88
II. <i>L'esclavagisme</i>	89
Les espèces esclavagistes	90
Caractéristiques des Fourmis esclavagistes	91
Les raids de pillage	93
L'origine de l'esclavagisme	98
III. <i>L'inquilinisme</i>	100
La reine de l'hôte est conservée	100
La reine de l'hôte est supprimée	103
Les caractères de l'inquilinisme	104
CHAPITRE V : LA TABLE DES FOURMIS	109
I. <i>Les régimes alimentaires</i>	109
Les Fourmis généralistes	109
Les Fourmis spécialistes	118
II. <i>Exploitation de la biocénose</i>	140
L'utilisation de l'espace	141
L'utilisation du temps	143
L'utilisation des ressources	144
III. <i>La trophallaxie</i>	145
Définition	146
Les échanges entre adultes	147
La sémantique des battements antennaires	151
Les échanges entre larves et adultes	152
CHAPITRE VI : LE POLYÉTHISME	155
I. <i>Polyéthisme selon la caste</i>	155
Défense de la société	156
Stockage des liquides	159
Broyage des graines	163
Activités de construction	164
Activités d'approvisionnement	164
II. <i>Polyéthisme selon l'âge</i>	167
Le cas général	167
Les castes temporelles	169
Quelques comportements particuliers liés à l'âge	170
Les cas des Fourmis primitives	175

III. <i>Action combinée de l'âge et de la morphologie</i>	177
Espèces monomorphiques	177
Espèces polymorphiques	178
Espèces fortement polymorphiques	179
IV. <i>Variations individuelles</i>	180
Comportement alimentaire	181
Comportement de transport	184
Comportement nécrophorique	187
V. <i>La caste et les différences physiologiques</i>	189
Physiologie ovarienne	189
Physiologie de la respiration	194
Physiologie de la production de phéromone	195
 CHAPITRE VII : LE RETOUR AU NID ET L'ORIENTATION	199
I. <i>Orientation astronomique</i>	199
II. <i>Orientation par rapport à la lumière polarisée</i>	201
III. <i>Orientation par rapport à la pesanteur</i>	202
IV. <i>Orientation par rapport au vent</i>	203
V. <i>Orientation par rapport à des repères terrestres</i>	204
VI. <i>Orientation chimique</i>	205
Définition des phéromones	205
Les phéromones de piste	206
VII. <i>Le choix entre deux repères, tous deux visuels</i>	221
VIII. <i>Le choix entre deux repères, l'un visuel, l'autre chimique</i>	224
IX. <i>Le choix entre trois repères : astronomique, terrestre, chimique</i>	225
X. <i>L'apprentissage des repères et leur variation dans le temps</i>	229
 CHAPITRE VIII : LA COMMUNICATION	237
I. <i>La communication acoustique</i>	237
Emissions sonores avec organes stridulatoires	237
Emissions sonores sans organes stridulatoires	241
II. <i>La communication tactile</i>	241
III. <i>La communication chimique</i>	241
Communications sexuelles	242
Communications ouvrières-reine	247
Communications ouvrières-couvain	249
Communications ouvrières-hôtes de la fourmilière	251
Phéromones territoriales	256

Le recrutement	259
Le comportement d'alarme	280
IV. <i>La communication multi-canaux</i>	306
CONCLUSION	307
I. <i>Conduite stéréotypée ou variabilité</i>	307
II. <i>Apprentissage et innéité des comportements</i>	310
III. <i>La hiérarchisation</i>	312
OUVRAGES CONSEILLÉS	315
BIBLIOGRAPHIE	317
INDEX DES MATIÈRES	341
INDEX DES NOMS DE TAXA	345
INDEX DES AUTEURS	351

*Achevé d'imprimer sur les presses de
l'imprimerie Chastrusse à Brive en septembre 1984
Photocomposition Objectif 31 à Toulouse
pour le compte des Editions Privat
14, rue des Arts, 31000 Toulouse
Dépôt légal : Septembre 84 n° 4630*

Après avoir indiqué par quels mécanismes les sociétés de Fourmis contrôlent et régulent étroitement la production des divers types d'individus dont elles ont besoin, l'auteur décrit quelques-unes des activités les plus vitales pour la colonie : récolte des aliments végétaux, capture des proies, défense du nid, reproduction des sociétés... A chacun de ces problèmes les Fourmis répondent d'une manière originale, différente de celle rencontrée dans les sociétés de Vertébrés, en raison de l'existence de *castes* morphologiques ou physiologiques qui déterminent une *division du travail* caractéristique essentielle des sociétés supérieures d'Insectes.

Ces activités nécessitent la circulation de nombreux messages apportant l'information à chaque congénère. Le *système de communication* intègre des signaux tactiles, visuels, acoustiques ~~et surtout~~ chimiques : le langage olfactif par le moyen des *phéromones* atteint chez ces Insectes une complexité étonnante.

A la lecture des divers chapitres, on comprend mieux comment l'existence d'une *structure sociale* aussi évoluée, accompagnée d'une très forte capacité de *régulation* dans les activités essentielles, a pu assurer le succès écologique de ces Insectes.

Cet ouvrage s'il doit satisfaire les biologistes et les éthologues désireux de faire le point de nos connaissances dans une discipline — la myrmécologie — qui a fortement progressé ces dernières années, doit permettre aussi aux sociologues, aux psychologues et aux étudiants de ces disciplines, d'établir des comparaisons fructueuses avec d'autres sociétés qu'ils connaissent mieux.

